

***HELICOVERPA (=HELIOTHIS) ARMIGERA* (HÜBNER, 1808)**

**(LEPIDOPTERA, NOCTUIDAE, HELIOTHINAE)**

**S. NIBOUCHE**

**CIRAD-CA**  
Département des cultures  
annuelles  
du Centre de coopération  
internationale en recherche  
agronomique  
pour le développement

6, rue du général Clergerie  
75116 Paris, France

Série *Les déprédateurs du cotonnier en Afrique tropicale et dans le reste du monde*, n° 12, 1999

# Les déprédateurs du cotonnier en Afrique tropicale et dans le reste du monde

---

Série publiée par le département  
des cultures annuelles  
Cirad-ca  
du Centre de coopération internationale  
en recherche agronomique  
pour le développement (Cirad)

## **Comité de lecture**

H. Saint Macary, directeur de publication  
R. Couilloud, coordinateur de la série  
J.-P. Deguine, directeur de la série  
M. Vaissayre  
J.-P. Bournier

## **Edition, mise en page et impression**

*Cirad, délégation à l'information scientifique et technique,  
service des éditions  
BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 01 (France)*



***HELICOVERPA (= HELIOTHIS) ARMIGERA* (HÜBNER, 1808)**  
**(LEPIDOPTERA, NOCTUIDAE, HELIOTHINAE)**

**Samuel NIBOUCHE**

**CIRAD-CA**  
Département des cultures  
annuelles  
du Centre de coopération  
internationale en recherche  
agronomique  
pour le développement

BP 5035  
34032 Montpellier Cedex 1  
France

Série *Les déprédateurs du cotonnier en Afrique tropicale et dans le reste du monde*, n°12, 1999





***Helicoverpa (= Heliothis) armigera* (Hübner, 1808)**  
**(Lepidoptera, Noctuidae, Heliothinae)**

Samuel Nibouche

**SOMMAIRE**

RÉSUMÉ .....	5
CARACTÈRES GÉNÉRAUX .....	7
Position systématique et distribution .....	7
Plantes hôtes .....	8
DESCRIPTION .....	13
Adulte .....	13
Œuf .....	13
Chenille .....	14
Chrysalide .....	14
BIOLOGIE ET ÉTHOLOGIE .....	17
Adulte .....	17
Mœurs .....	17
Sex-ratio .....	17
Pheromone .....	17
Accouplement .....	18
Ponte et fécondité des femelles .....	18
Choix du site de ponte .....	19
Longévité des adultes .....	20
Migration et déplacement .....	20
Œuf .....	20
Vie larvaire .....	21
Nymphose .....	21
Diapauses et arrêts de développement .....	22
Variations géographiques de l'incidence de la diapause .....	22
Déterminisme des arrêts de développement .....	22
Cycle évolutif .....	23
Durée du cycle biologique .....	24
ENNEMIS NATURELS .....	25
Parasitoïdes et prédateurs .....	25
Pathogènes .....	25
Virus .....	25
Bactéries .....	26
Champignons entomopathogènes .....	26
Protozoaires et nématodes .....	26
RELATIONS ENTRE <i>H.ARMIGERA</i> ET CERTAINES DE SES PLANTES HÔTES .....	27
Céréales .....	27
Maïs .....	27
Sorgho .....	27
Tomate .....	28
Cotonnier .....	28
Nature des dégâts .....	28
Niveaux de population observés .....	28
Incidence de divers facteurs sur l'intensité des infestations .....	29

MÉTHODES DE LUTTE .....	31
Lutte chimique .....	31
Insecticides utilisés .....	31
Résistance aux insecticides .....	31
Échantillonnage et seuils d'intervention .....	32
Entomophages .....	32
Entomopathogènes .....	32
Pheromone sexuelle .....	33
Résistance variétale .....	33
Techniques culturales .....	34
 REMERCIEMENTS .....	 34
 PLANCHES .....	 35
 RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	 37

## RÉSUMÉ

L'aire de répartition d'*Helicoverpa armigera* couvre une vaste zone, comprise approximativement entre les 40<sup>es</sup> parallèles nord et sud, mais qui exclut le continent américain. En Afrique subsaharienne, *H. armigera* est principalement un déprédateur des cultures cotonnière et maraîchères. Ses caractéristiques biologiques confèrent à *H. armigera* un statut de ravageur de premier plan sur de nombreuses cultures de par le monde : forte fécondité, durée de cycle courte, forte polyphagie (217 plantes hôtes sont recensées dans cette monographie), diapause nymphale et aptitudes migratoires des adultes. Bien que de nombreux travaux aient permis de diversifier les techniques de lutte contre *H. armigera*, notamment par l'utilisation des entomopathogènes, des entomophages et de la résistance variétale, la lutte chimique est restée une des clés de voûte de la protection contre cet insecte. Depuis deux décennies, l'apparition de populations d'*H. armigera* résistantes à plusieurs familles d'insecticides dans diverses régions du monde a par conséquent considérablement renforcé la nuisibilité de ce ravageur.

MOTS-CLÉS: *Helicoverpa armigera*, distribution, description, biologie, ennemi naturel, plante hôte, méthode de lutte.





## CARACTÈRES GÉNÉRAUX

### POSITION SYSTÉMATIQUE ET DISTRIBUTION

*Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808), Lepidoptera, appartient à la famille des Noctuidae, sous-famille des Heliothinae.

L'évolution de la nomenclature d'*H. armigera* a été retracée par NYE (1982). La première description de l'insecte a été réalisée par Fabricius en 1794, sous le nom de *Noctua barbara*. Inusitée depuis, cette appellation a été invalidée en 1979. Décrite par Hübner en 1808 sous le nom de *Noctua armigera*, la noctuelle prend le nom d'*Heliothis armigera* en 1816. Au début du 20<sup>e</sup> siècle sont introduites successivement les utilisations du nom d'espèce *obsoleta*, puis du nom de genre *Chloridea*, toutes deux invalidées par la suite. Ces modifications n'étant pas suivies par tous les auteurs, trois appellations principales ont alors coexisté : *Heliothis armigera*, *Chloridea obsoleta* et *Heliothis obsoleta*. Dans les années 70, certains auteurs (par exemple TODD, 1978), considérant que le genre *Heliothis* était masculin, ont introduit l'appellation *Heliothis armiger*. Cette appellation a été invalidée en 1985 (KNUTSON, 1989). Le nom de la sous-famille d'*H. armigera* a également été sujet à débat (NYE, 1982). L'usage a consacré « Heliothinae » au détriment de « Heliothidinae » (POOLE, 1989).

Durant plus d'un siècle, *Heliothis armigera* a en fait regroupé un ensemble d'espèces morphologiquement proches. C'est COMMON (1953) qui mettra en évidence l'existence de quatre espèces distinctes en Australie et établira, dans le même temps, la distinction entre *Heliothis armigera* et les espèces présentes sur le continent américain. HARDWICK révisé, en 1965, la systématique du groupe des « corn earworms » et crée le genre *Helicoverpa*, auquel il rattache l'espèce *armigera*. L'usage du genre *Helicoverpa* a toutefois rencontré certaines réticences (TODD, 1978 ; NYE, 1982) et ne s'est pas généralisé rapidement. La validité de la distinction des genres *Heliothis* et *Helicoverpa* a été confirmée par des travaux ultérieurs (MITTER *et al.*, 1993) et cette distinction est désormais largement acceptée.

Les appellations communes anglo-saxonnes sont nombreuses, les plus courantes étant « american bollworm » et « cotton bollworm ». En français, aucun autre nom commun que « *Heliothis* » n'est usité.

*Helicoverpa armigera* possède une vaste aire de répartition qui exclut cependant le continent américain. HARDWICK (1965) fait état de la capture d'adultes jusqu'à 59 degrés de latitude nord, mais estime que l'espèce n'est résidente qu'entre les 40<sup>es</sup> parallèles nord et sud. HARDWICK distingue trois sous-espèces : *H. armigera armigera*, *H. armigera commoni* et *H. armigera conferta*. La sous-espèce *commoni* est endémique de l'île Canton dans le Pacifique. La sous-espèce *conferta* est rencontrée en Australie et dans les îles du sud-ouest du Pacifique. *H. armigera armigera* est la sous-espèce la plus répandue ; elle occupe l'Afrique, l'Europe, l'Asie continentale et le Japon (HARDWICK, 1965). Selon PATERSON (1991), cette distinction en sous-espèces nécessiterait des études complémentaires. Elle est de fait très rarement utilisée dans la littérature.

Pour PATERSON (1991), la question de savoir si *H. armigera* est une espèce unique ou un complexe d'espèces cryptiques reste posée. Quelques travaux ont fourni des éléments de réponse en étudiant la variabilité géographique des populations d'*H. armigera*, selon des critères écophysiologiques ou biochimiques. HMIMINA *et al.* (1993) ont ainsi pu observer une variabilité géographique dans l'expression de la diapause de populations européennes et africaines d'*H. armigera*, sans qu'un gradient

géographique clair puisse être mis en évidence. En revanche, étudiant le polymorphisme enzymatique de populations à l'échelle du continent australien, DALY et GREGG (1985) n'ont observé aucune structuration génétique. NIBOUCHE *et al.* (1998) ont abouti aux mêmes conclusions en comparant des populations d'Europe du Sud, d'Afrique de l'Ouest et d'Afrique du Nord. Aucune incompatibilité sexuelle n'existe entre des souches d'origines éloignées, puisque COLVIN *et al.* (1994) ont pu croiser des souches originaires du Soudan, de l'Inde, de la Chine et de l'Australie, et que ALAUX (1994) a réalisé le croisement d'une souche de la Thaïlande avec une souche de la Côte d'Ivoire. NESBITT *et al.* (1979) n'ont pas noté d'influence géographique sur la composition de la phéromone de populations originaires du Malawi, du Soudan et de l'Inde. En Australie, aucune variabilité géographique nette n'a été observée par FIREMPONG et ZALUCKI (1990a) dans les préférences de plantes hôtes, manifestées par les femelles lors de l'oviposition.

## PLANTES HOTES

Les plantes hôtes d'*H. armigera* ont été répertoriées pour diverses régions du globe (ZALUCKI *et al.*, 1986 ; GREATHEAD et GIRLING, 1989 ; MOHYUDDIN, 1989 ; MANJUNATH *et al.*, 1989 ; BANPOT NAPOMPETH, 1989 ; MEIERROSE *et al.*, 1989). Le tableau 1 présente une compilation de ces données, auxquelles sont jointes les observations de quelques autres auteurs. Cette liste, qui comprend 217 espèces ou genres appartenant à 50 familles, illustre la forte polyphagie d'*H. armigera*.

TABLEAU 1

Liste des plantes hôtes d'*H. armigera* (les chiffres indiquent les références bibliographiques, fournies en fin de tableau).

Acanthaceae		<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	21
<i>Justicia</i> sp.	3	<i>Conyza canadensis</i> (L.) Crong	21
Aizoaceae		<i>Craspedia chrysanth</i> (Schldl.) Benth.	19
<i>Trianthema portulacastrum</i> L.	1	<i>Craspedia globosa</i> (Benth.) Benth.	19
		<i>Dahlia pinnata</i>	1
Amaranthaceae		<i>Gerbera jamesonii</i> H. Bolus ex Hooker f.	1
<i>Amaranthus hybridus</i> L.	10	<i>Guizotia abyssinica</i> Cass.	8
<i>Amaranthus thunbergii</i> Moq.	10	<i>Helianthus annuus</i> L.	1, 8, 17
<i>Amaranthus viridis</i> L.	20	<i>Helichrysum bracteatum</i> (Vent.) Andrews	19
<i>Digeria arvensis</i> Fork	20	<i>Helipterum floribundum</i> DC	19
<i>Gonphrena celosioides</i> H. Martius	8	<i>Helipterum strictum</i> (Lindley) Benth.	19
		<i>Ixiolaena brevicompta</i> F. Muell.	19
Apiaceae		<i>Lactuca sativa</i>	1
<i>Daucus carotta</i> L.	3	<i>Podolepis canescens</i> DC	19
<i>Eringium plantagineum</i> F. Muell.	19	<i>Podolepis jaceoides</i> (Sims) Voss	19
<i>Foeniculum vulgare</i> Miller	7	<i>Senecio platylepis</i> DC	19
Asteraceae		<i>Sonchus arvensis</i> L.	21
<i>Acanthospermum hispidum</i> DC	8	<i>Sonchus asper</i> L.	10
<i>Achillea millefolium</i> L.	7	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	10, 19
<i>Artemisia</i> sp.	7	<i>Sphaeranthus indicus</i> L.	19
<i>Bidens pilosa</i> L.	1, 10	<i>Tagetes erecta</i> L.	18
<i>Brachycome tetrapterocarpa</i> G. Davis	19	<i>Tridax</i> sp.	3
<i>Calendula arvensis</i> L.	7	<i>Wedelia asperima</i> (Decne.) Benth.	19
<i>Calotis ancyrocarpa</i> J. Black	19	<i>Xanthium pinnata</i>	1
<i>Calotis cuneifolia</i> R. Br.	19	<i>Xanthium pungens</i> Willd.	10
<i>Calotis multicalis</i> (Jurcz) Druce	19	<i>Xanthium strumarium</i> L.	7, 20
<i>Carduus nutans</i> Hooker f.	7		
<i>Carthamus lanatus</i> L.	1, 7	Bignoniaceae	
<i>Carthamus oxyacantha</i> Bieberstein	7	<i>Tecomaria capensis</i> (Thunberg) Spach	1
<i>Carthamus tinctorius</i> L.	8		
<i>Chrysanthemum indicum</i> L.	8	Boraginaceae	
<i>Chrysanthemum lecanthemum</i> L.	8	<i>Trichodesma indicum</i> (L.) R. Br.	7



<i>Echium plantagineum</i> L.	19	<i>Macrotyloma uniflorum</i> (Lam.) Verdc.	8
Brassicaceae		<i>Medicago polymorpha</i> L.	1
<i>Brassica campestris</i> L.	7	<i>Medicago sativa</i> L.	1, 8
<i>Brassica napus</i>	1	<i>Melilotus alba</i> Desr.	21
<i>Brassica nigra</i> Koch	1, 8	<i>Mimosa invisa</i> Mar	11
<i>Brassica oleracea</i> L. subsp. <i>capitata</i>	1	<i>Phaseolus aconitifolius</i> Jacq.	8
<i>Brassica oleracea</i> L. subsp. <i>italica</i>	1	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	1, 3, 8
<i>Brassica rapa</i>	1	<i>Pisum sativum</i> L.	1, 3, 7, 8
<i>Brassica</i> sp.	19	<i>Psophocarpus tetragonolobus</i> (L.) DC	8
<i>Coronopus didymus</i> L.	7, 21	<i>Psoralea cinerea</i> Lindley	19
<i>Raphanus</i> sp.	3	<i>Sesbania cannabina</i>	1
Cannabinaceae		<i>Sesbania pachycarpa</i> de Candolle	16
<i>Cannabis sativa</i> L.	7	<i>Sesbania simpliciuscula</i>	1
Capparidaceae		<i>Stylosanthes gracilis</i>	14
<i>Cleome gynandra</i> L.	8, 20	<i>Trifolium alexandrinum</i> L.	7, 8
<i>Cleome monophylla</i> L.	10	<i>Trifolium resupinatum</i> L.	7
<i>Cleome</i> sp.	6	<i>Vigna mungo</i> (L.) Hepper.	8
<i>Cleome viscosa</i> L.	16	<i>Vigna radiata</i> (L.) Wilczek	8
		<i>Vigna unguiculata</i> (L.) Walpers	1, 2, 8
Caricaceae		Cucurbitaceae	
<i>Carica papaya</i> L.	1	<i>Citrullus lantanus</i> (Thunberg) Matsumara & Nakai	1
Caryophyllaceae		<i>Cucumis pepo</i> L.	8
<i>Dianthus caryophyllus</i> L.	1, 17	<i>Cucumis sativus</i> L.	3, 8
Chenopodiaceae		<i>Cucurbita maxima</i> Duchesne	3, 8
<i>Beta vulgaris</i> L.	1, 7	<i>Lagenaria vulgaris</i> Ser.	8
<i>Chenopodium album</i> L.	21	<i>Momordica charantia</i> L.	8
<i>Chenopodium hircinum</i> Schrad	10	Geraniaceae	
<i>Chenopodium murale</i> L.	10	<i>Geranium</i> sp.	7
<i>Spinacia oleracea</i> L.	8	<i>Pelargonium</i> sp.	3
Convolvulaceae		Goodeniaceae	
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	21	<i>Velleia glabrata</i> Carolin	19
<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lamarck ou Poiret	8	Hypericaceae	
<i>Ipomoea cordofana</i> Choisy	13	<i>Hypericum perforatum</i> L.	7
<i>Ipomoea eriocarpa</i> R. Brown	16	Iridaceae	
Euphorbiaceae		<i>Gladiolus</i> sp.	1
<i>Acalypha segetalis</i> Müll. Arg.	10	Lamiaceae	
<i>Chrozophora hierosolymitana</i> Sprengel	7	<i>Hoslundia opposita</i> Vahl. subsp. <i>decumbens</i>	10
<i>Chrozophora rottleri</i> Kottly	20	<i>Hyptis spicigera</i> Lamarck	16
<i>Phyllanthus niruri</i> L.	20	<i>Lavandula officinalis</i>	12
<i>Ricinus communis</i> L.	1, 8, 11	<i>Leucas martinicensis</i> (Jacquin) R. Brown	10, 16
Fabaceae		<i>Ocimum americanum</i> L.	10, 20
<i>Astragalus</i> sp.	7	<i>Origanum vulgare</i> L.	1
<i>Arachis hypogaea</i> L.	1, 3, 8, 9	<i>Orthosiphon serratum</i> Schlech.	10
<i>Cajanus cajan</i> (L.) Millspaugh	1, 8	<i>Salvia moorcroftiana</i> Wallich	7
<i>Centrosema pubescens</i>	1	Liliaceae	
<i>Cicer arietinum</i> L.	1, 7, 8	<i>Allium cepa</i> L.	3
<i>Crotalaria</i> sp.	3	Linaceae	
<i>Desmodium intertum</i>	14	<i>Linum usitatissimum</i> L.	1, 8, 11
<i>Glycine max</i> (L.) Merrill	1, 8, 11	Loranthaceae	
<i>Lablab niger</i>	17	<i>Dendrophthoe falcata</i> (Linn.) Etting	7
<i>Lablab purpureus</i> (L.) Sweet	1	Malvaceae	
<i>Lathyrus odoratus</i> L.	1, 7, 8	<i>Abelmoschus esculentus</i> (L.) Moench	1, 4, 7, 8
<i>Lens culinaris</i> Medik.	7	<i>Abutilon indicum</i> Gdon	20
<i>Lupinus</i> sp.	1		
<i>Macroptilium lathyroides</i>	1		

<i>Althaea rosea</i> (L.) Cavanilles	7	<i>Macadamia tetraphylla</i>	1
<i>Gossypium barbadense</i> L.	15	Resedaceae	
<i>Gossypium herbaceum</i> L.	7	<i>Reseda luteola</i>	1
<i>Gossypium hirsutum</i> L.	1, 2		
<i>Hibiscus cannabinus</i> L.	1, 11, 17	Rosaceae	
<i>Hibiscus rosa-sinensis</i> L.	8	<i>Crataegus songarica</i> Koch C.	7
<i>Hibiscus sabdariffa</i> L.	1	<i>Fragaria ananassa</i>	1
<i>Hibiscus trionum</i> L.	1	<i>Rosa sinensis</i> Jacq.	8
<i>Malva americanum</i> (L.) Torrey	19		
<i>Malva parviflora</i> L.	19	Rubiaceae	
<i>Malvastrum tricuspidatum</i> A. Gray	10	<i>Coffea arabica</i> L.	17
<i>Sida cordifolia</i> L.	1		
<i>Sida rhombifolia</i> L. subsp. <i>riparia</i>	10	Rutaceae	
<i>Sida</i> sp.	10	<i>Citrus aurantium</i> L.	2
		<i>Citrus limon</i> (L.) Burman f.	1
Moringaceae		<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	1, 2
<i>Moringa oleifera</i> Lam.	8		
		Scrofulariaceae	
Musaceae		<i>Antirrhinum majus</i> L.	14
<i>Musa acuminata</i> Colla	1	<i>Striga</i> sp.	3
<i>Musa</i> sp.	1	<i>Verbascum virgatum</i>	1
Myrtaceae		<i>Veronica</i> sp.	7
<i>Melaleuca incana</i>	1		
		Solanaceae	
Nyctaginaceae		<i>Capsicum annuum</i> L.	1, 3, 8
<i>Boerhavia diffusa</i> L.	20	<i>Datura ferox</i> L.	10
		<i>Datura leichhardtii</i>	1
Oleaceae		<i>Datura metel</i> L.	8
<i>Jasminum</i> sp.	7	<i>Datura stramonium</i> L.	8, 10
Papaveraceae		<i>Lycopersicum esculentum</i> Miller	1, 2, 3, 7
<i>Papaver</i> sp.	3	<i>Nicotiana tabacum</i> L.	1, 2, 3, 7
Passifloraceae		<i>Nicandra megalosiphon</i> Van Heurick & Muell. Arg.	19
<i>Passiflora edulis</i> Sims	1	<i>Nicandra physaloides</i> Gaertn.	10
		<i>Petunia hybrida</i>	1
Pedaliaceae		<i>Physalis angulata</i> L.	10
<i>Sesamum indicum</i> L.	1, 2, 8	<i>Physalis minima</i> L.	20
Piperaceae		<i>Physalis peruviana</i> L.	1
<i>Piper nigrum</i> L.	11	<i>Solanum melongena</i> L.	3, 8
Poaceae		<i>Solanum nigrum</i> L.	10, 20
<i>Avena sativa</i> L.	8, 11	<i>Solanum tuberosum</i> L.	1, 7, 11
<i>Eleusine coracana</i> (L.) Gaertn.	8, 17		
<i>Hordeum vulgare</i>	1	Salicaceae	
<i>Panicum miliaceum</i> Walt.	1	<i>Populus</i> sp.	14
<i>Panicum</i> sp.	1		
<i>Pennisetum typhoides</i>	2	Tiliaceae	
<i>Saccharum officinarum</i> L.	7	<i>Corchorus trilocularis</i> L.	20
<i>Setaria italica</i> (L.) Beauv.	8	<i>Triumfetta pentadra</i> A. Richard	16
<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench	1, 8, 11, 6		
<i>Triticum aestivum</i> L.	1, 7, 8	Violaceae	
<i>Zea mays</i> L.	1, 5, 6, 7, 8	<i>Viola tricolor</i> L.	8
Polygonaceae		Vitaceae	
<i>Polygonum plabijem</i> R. Br.	21	<i>Vitis vinifera</i> L.	1
<i>Rumex chalapensis</i> Miller	7		
<i>Rumex</i> sp.	21	Zingiberaceae	
		<i>Zingiber officinale</i>	1
Portulacaceae			
<i>Portulaca filifolia</i>	1	Zygophyllaceae	
		<i>Tribulus terrestris</i> L.	21
Proteaceae			
<i>Macadamia integrifolia</i>	1		

Références

1. ZALUCKI <i>et al.</i> , 1986	Australie
2. OUATTARA <i>et al.</i> , 1977	Burkina Faso
3. GREATHEAD et GIRLING, 1989	Afrique de l'Est et australe
4. COLLINGWOOD <i>et al.</i> , 1981	Sénégal
5. APPERT, 1971	Afrique
6. NYAMBO, 1988a	Tanzanie
7. MOHYUDDIN, 1989	Pakistan
8. MANJUNATH <i>et al.</i> , 1989	Inde
9. TOPPER, 1987a	Soudan
10. PARSONS, 1939	Afrique du Sud
11. BANPOT NAPOMPETH, 1989	Asie du Sud-Est
12. MEIERROSE <i>et al.</i> , 1989	Europe occidentale
13. BALLA, 1982	Soudan
14. VIETTE, 1967	Madagascar
15. HMIMINA, 1975	Maroc
16. NIBOUCHE, 1994	Burkina Faso
17. LE PELLEY, 1959	Afrique de l'Est
18. SRINIVASAN <i>et al.</i> , 1994	Inde
19. ZALUCKI <i>et al.</i> , 1994	Australie
20. RAO <i>et al.</i> , 1991	Inde
21. SAINI et MAHLA, 1991	Inde





## DESCRIPTION

### ADULTE

Les éléments de la description suivante sont essentiellement empruntés à VIETTE (1967). L'envergure des papillons est de 32 à 38 mm ; il n'existe pas de différence de taille entre les sexes. Les antennes sont filiformes chez les deux sexes, les yeux sont de couleur vert foncé. Le dimorphisme sexuel est essentiellement fondé sur la couleur. Chez le mâle, la tête et le thorax sont gris-verts, les ailes antérieures sont de couleur vert-grisâtre à fauve-verdâtre, l'abdomen est fauve ou fauve-verdâtre, avec souvent une tache sombre à l'apex ; les fémurs prothoraciques présentent une série de courtes épines dissimulées par des poils. Chez la femelle, la couleur générale est brun-orange à brun-rougeâtre, il n'y a pas de tache sur l'abdomen.

Les ailes antérieures sont triangulaires, allongées (la longueur fait approximativement le double de la largeur), repliées à plat sur le dos au repos. Sur l'aile antérieure, on observe :

- une ligne antéro-médiane, plus ou moins marquée, formée de trois arcs à concavité dirigée extérieurement ;
- une tache orbiculaire brune, entourée d'un cercle de même couleur, ainsi qu'une tache réniforme faite d'une tache brune et d'un cercle brun externe. Une ligne relie la tache réniforme au bord inférieur de l'aile ;
- une bande post médiane, faite d'une série de chevrons noirs situés entre les nervures, suivie d'une large ombre transversale gris-noirâtre. Sur la plupart des individus, les pointes distales des chevrons de la bande post médiane portent de petites taches noires ou de petits ocelles bruns à centre blanc ;
- une marge externe légèrement festonnée, ponctuée par une série de petits points noirs, chaque point étant situé entre deux nervures. La frange est fauve avec une ligne brun-grisâtre.

Les ailes postérieures sont blanc sale, les nervures sont marquées en brun ; une large bande marginale brun foncé est présente. La frange est jaunâtre proximale, blanche distale, avec une ligne brisée brune médiane.

### ŒUF

L'œuf, de couleur blanc-nacré lors de la ponte, vire au brun avant l'éclosion lorsque la capsule céphalique de l'embryon devient visible par transparence au travers du chorion.

La description qui suit est tirée de l'ouvrage de TOGUEBAYE et COUILLOUD (1982) : « *les œufs d'H. armigera sont subsphériques et mesurent de 0,4 à 0,5 mm ; ils sont entourés d'un chorion épais dont la surface est parcourue par plusieurs côtes verticales ; ces côtes dessinent, au pôle micropylaire, une rosette de 11 à 16 cellules primaires de différentes tailles et de forme ellipsoïdale qui entourent le micropyle.* »

CHENILLE

Les éléments suivants sont également empruntés à TOGUEBAYE et COUILLOUD (1982). Les larves possèdent six stemmates de chaque côté de la tête. Neuf paires de stigmates peuvent être dénombrées : une paire sur le prothorax, les autres sur les huit premiers segments abdominaux. Trois paires de pattes thoraciques sont présentes. Le nombre de crochets des quatre paires de fausses pattes ventrales et de la paire anale varie d'un stade larvaire à l'autre. La chétotaxie de la capsule céphalique reste identique quel que soit le stade larvaire. En revanche, la chétotaxie du prothorax ne reste constante que du 1<sup>er</sup> au 3<sup>e</sup> stade larvaire, elle se modifie par la suite. La chétotaxie des autres segments reste identique à tous les stades. La description détaillée de la chétotaxie est fournie par TOGUEBAYE et COUILLOUD (1982).

La couleur des larves des 1<sup>er</sup> et 2<sup>e</sup> stades est grisâtre, puis jaunâtre ; la capsule céphalique est de couleur brun-noir à brun foncé. A partir du 3<sup>e</sup> stade, la capsule céphalique prend une couleur orangée. La couleur générale du corps est très variable, passant de la dominante grise, noire ou marron, au vert ou au jaunâtre. Sur la face dorsale, on peut distinguer des séries longitudinales de fines bandes alternées claires et sombres. Une large bande blanchâtre, sur laquelle les stigmates se détachent en noir, est visible sur les flancs. Les tubercules situés à la base des soies ont une coloration plus ou moins sombre et sont plus visibles sur les premiers stades larvaires.

Le tableau 2 fournit des indications sur la longueur des chenilles aux différents stades larvaires ainsi que sur la largeur de la capsule céphalique.

CHRYSLIDE

La chrysalide se trouve dans le sol, sans cocon, dans une loge nymphale lâche, consolidée par quelques fils de soie. Sa longueur est de 15 à 20 mm. La couleur est marron, brun-verdâtre juste après la mue nymphale. L'aspect de la cuticule est vernissé, finement ponctué. Deux épines sont présentes à l'extrémité abdominale, sur le 10<sup>e</sup> segment. La différenciation des deux sexes se fait aisément par l'examen des derniers segments abdominaux (figure 1).

TABLEAU 2

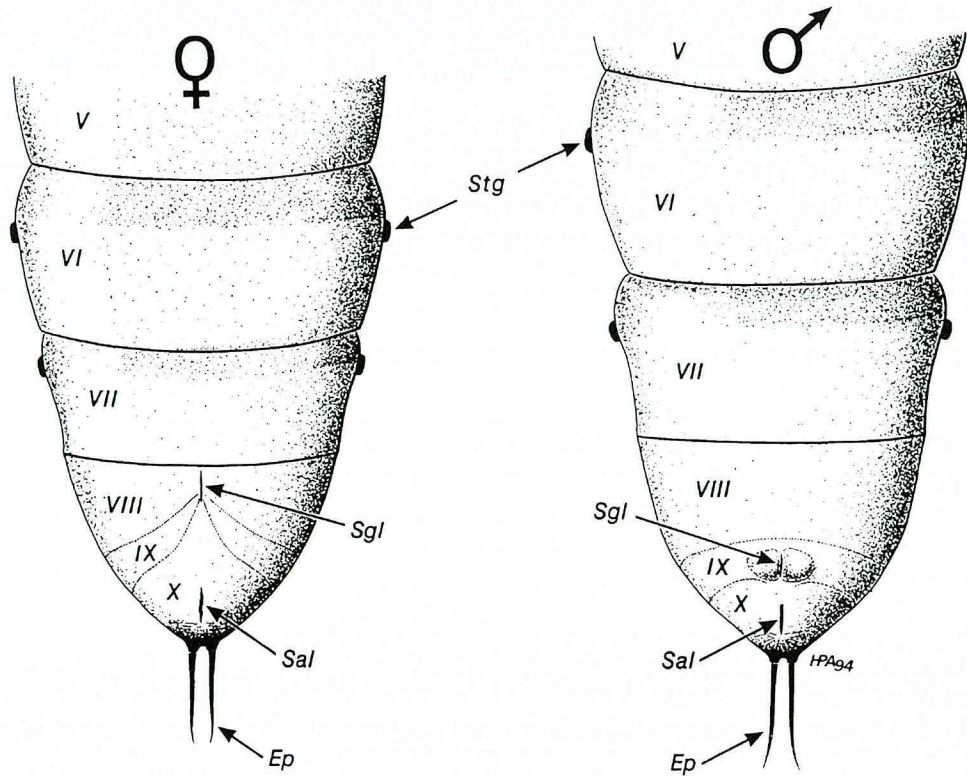
**Largeur moyenne de la capsule céphalique et longueur des chenilles aux différents stades larvaires d'*H. armigera* (d'après REED, 1965a ; TOGUEBAYE et COUILLOUD, 1982).**

	Largeur moyenne	capsule céphalique (mm)	Longueur
Stade	REED (1965a)	TOGUEBAYE et COUILLOUD (1982)	de la chenille en fin de stade (mm)
1 <sup>er</sup>	0,25	0,27	2,71
2 <sup>e</sup>	0,40	0,47	4,97
3 <sup>e</sup>	0,60	0,79	9,85
4 <sup>e</sup> (en présence d'un 6 <sup>e</sup> )	1,00	1,18	14,80
4 <sup>e</sup> (en l'absence d'un 6 <sup>e</sup> )		1,39	18,70
5 <sup>e</sup> (en présence d'un 6 <sup>e</sup> )	1,60	1,79	20,40
Dernier	2,40	2,59	33,10



Figure 1

Vue ventrale de l'extrémité abdominale des chrysalides mâle et femelle d'*Helicoverpa armigera* (Hübner) [Lepidoptera, Noctuidae]. Ep, épine ; Sal, sillon anal ; Sgl, sillon génital ; Stg, stigmate. H.-P. Aberlenc del. (Cirad-amis, service de faunistique et de taxonomie).





## BIOLOGIE ET ÉTHOLOGIE

### ADULTE

#### Mœurs

L'activité des adultes d'*H. armigera*, essentiellement nocturne, présente quatre phases successives (ROOME, 1975 ; TOPPER, 1987b ; RILEY *et al.*, 1992) :

- la première phase d'activité, qui débute à la tombée de la nuit, est essentiellement consacrée à l'alimentation et à l'oviposition. Les papillons sont à la recherche des plantes les plus attractives, pour l'alimentation ou l'oviposition, et des mouvements entre les cultures se produisent ;
- l'activité décroît ensuite graduellement et les papillons passent au milieu de la nuit par une phase d'activité réduite, durant laquelle ils restent posés sur le feuillage ;
- une reprise d'activité des mâles est ensuite observée entre 1 ou 2h et 5h, période durant laquelle les accouplements ont lieu ;
- avant le lever du soleil, une dernière phase d'activité intervient lorsque les papillons effectuent des vols courts, probablement afin de trouver un abri pour la journée.

Lorsque la température ambiante est inférieure à 28 °C (et supérieure à 5 °C), certains papillons manifestent un comportement de « préchauffage » par vibration des ailes qui leur permettent d'élever leur température thoracique interne pour pouvoir voler (COOMBS, 1993).

#### Sex-ratio

Pour des populations collectées au champ (élevage de larves ou piégeage d'adultes), les valeurs de sex-ratio sont comprises entre 102 et 167 mâles pour 100 femelles (SINGH et SINGH, 1975 ; MOURIKIS et VASSILANA-ALEXOPOULOU, 1970 ; REED 1965a). En Inde, dans des captures au piège lumineux, VAISHAMPAYAN et VERMA (1987) ont mis en évidence des fluctuations saisonnières de sex-ratio entre 25 et 400 mâles pour 100 femelles, les mâles restant prédominants la majeure partie du temps.

#### Phéromone

Le comportement d'appel des femelles se manifeste par une évagination de l'ovipositeur et du 9<sup>e</sup> segment abdominal, accompagnée d'un écartement des ailes et d'un mouvement de vibration rapide (HARDWICK, 1965).

Selon KOU et CHOW (1987), l'appel débute entre deux et cinq jours après l'émergence. Le début de l'appel se produit 322 min après le début de la scotophase le premier jour d'appel, contre 134 min le 5<sup>e</sup> jour. La durée quotidienne de l'appel passe de 63 min le premier jour d'appel à 223 min le 3<sup>e</sup> jour,



puis tombe à 181 min le 5<sup>e</sup> jour. Des femelles maintenues dans l'obscurité totale à partir du 4<sup>e</sup> jour après l'émergence manifestent un rythme circadien dans leur comportement d'appel.

PICCARDI *et al.* (1977) ont été les premiers à isoler le (Z)-11-hexadecenal de l'abdomen de femelles d'*H. armigera* et à mettre en évidence son pouvoir attractif sur les mâles. NESBITT *et al.* (1979 et 1980) et DUNKELBLUM *et al.* (1980) ont confirmé ce résultat et mis en évidence d'autres composants mineurs de la phéromone. Parmi ceux-ci, le (Z)-9-hexadecenal possède un effet synergisant sur l'attractivité du (Z)-11-hexadecenal, tandis que le (Z)-11-hexadecen-1-ol exerce un effet inhibiteur (KEHAT *et al.*, 1980).

## Accouplement

Durant la seconde moitié de la nuit, période pendant laquelle ont lieu les accouplements, seuls les mâles sont observés en train de voler, les femelles restent posées (ROOME, 1975 ; TOPPER, 1987b). La durée de l'accouplement est en moyenne de 89 min selon HARDWICK (1965), contre 10 min 45 s selon SINGH et SINGH (1975).

Le comportement de cour et le mécanisme de la copulation a été décrit en détail par HARDWICK (1965).

Les données relatives à l'âge du premier accouplement des femelles diffèrent suivant les auteurs. En comptant la nuit de l'émergence comme nuit 0, les premiers accouplements sont signalés suivant les auteurs entre la nuit 2 et la nuit 5 (PARSONS et MARSHALL, 1939 ; HARDWICK, 1965 ; MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU, 1970 ; TOPPER, 1987b). En conditions naturelles, TOPPER (1987b) rapporte que des femelles sont susceptibles de s'accoupler dès la nuit 1, bien qu'elles soient encore immatures. D'après HARDWICK (1965), les mâles s'accouplent à partir de la nuit 2 et leur maturation sexuelle est probablement plus rapide que celle des femelles. La durée de la période préreproductrice est en fait sous le contrôle génétique (COLVIN et GATEHOUSE, 1993b). COLVIN *et al.* (1994) soulignent ainsi que des élevages démarrés à partir d'un nombre d'individus trop faible peuvent aboutir, dès la première génération, à la sélection de lignées où les femelles ont une durée préreproductrice plus courte de deux jours (à 26 °C) que celle des mâles. Certains facteurs environnementaux agissent également sur la durée de la période préreproductrice (COLVIN et GATEHOUSE, 1993c) : l'élévation de la température accélère la maturation sexuelle, tandis que l'absence d'alimentation la retarde. En revanche, aucun effet de l'humidité relative n'a été observé par ces auteurs.

En laboratoire, COLVIN *et al.* (1994) ont montré que les femelles vierges n'étaient réceptives à l'accouplement que durant une courte partie de leur vie : 87 % des femelles vierges s'accouplent si elles sont mises en présence de mâles matures durant la nuit 2, contre seulement 13 % si la mise en présence avec les mâles s'effectue durant la nuit 4.

Le nombre maximal d'accouplements par femelle est de six en conditions naturelles (TOPPER, 1987b ; VAISHAMPAYAN et VERMA, 1987) et peut atteindre sept en élevage (HARDWICK, 1965 ; MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU, 1970). HMIMINA (1986) souligne l'effet de la température sur le nombre d'accouplements en élevage. Le nombre moyen de spermatophores est de 3,8 à une température continue de 25 °C, contre 1 ou 1,3 respectivement à 15 °C et à 32 °C. A une température continue de 34 °C, aucun accouplement n'est décelé.

Selon PARSONS et MARSHALL (1939), les accouplements n'ont lieu que si les papillons se sont alimentés. L'alimentation des papillons a un effet accélérateur sur la maturation des oocytes.

## Ponte et fécondité des femelles

L'activité de ponte s'effectue de nuit. Au Soudan, TOPPER (1987b) observe que l'oviposition débute au coucher du soleil et se poursuit jusqu'à minuit ; elle est maximale 1 h 30 min après le coucher du soleil. En Australie, PERSSON (1974) constate une distribution bimodale de l'oviposition durant la nuit ; la majorité des œufs est pondue durant la première moitié de la nuit. L'oviposition dure en moyenne 2 h 54 min par nuit (PERSSON, 1974).

Les durées de préoviposition observées dans diverses régions du monde sont variables. Au Pakistan, SINGH et SINGH (1975) indiquent des durées de préoviposition fluctuant en élevage entre 1 et 4 jours,



avec une moyenne de 2,3 jours. En insectarium, COAKER (1959) relève en Ouganda une durée de préoviposition de 3,1 jours avec des extrêmes de 2 à 6 jours. En France, POITOUT et BUES (1979) enregistrent des durées fluctuant entre 3 et 7 jours en insectarium. HARDWICK (1965) montre que l'oviposition débute rarement la 3<sup>e</sup> nuit, mais plutôt à partir de la 4<sup>e</sup> ou de la 5<sup>e</sup> nuit. L'influence de la température explique en partie cette variabilité. HMIMINA (1986) relève une durée moyenne de préoviposition de 10 jours à 15 °C contre 2,8 jours à 32 °C. L'alimentation des larves peut également influencer sur la durée de préoviposition (PRETORIUS, 1976).

Le nombre d'œufs déposés par nuit atteint son maximum la 5<sup>e</sup> ou la 6<sup>e</sup> nuit après l'émergence de la femelle (TOPPER, 1987b ; MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU, 1970 ; REED, 1965a). HARDWICK (1965) situe le maximum d'oviposition au 9<sup>e</sup> jour après l'émergence. L'oviposition peut se poursuivre jusqu'à la mort du papillon.

La fécondité des femelles a été étudiée par plusieurs auteurs sur des papillons élevés en laboratoire et nourris à l'eau sucrée. Les résultats obtenus sont très variables. En Ouganda, COAKER (1959) indique des valeurs de 313 à 2 107 œufs par individu, avec une moyenne de 752. POITOUT et BUES (1979) observent dans le sud de la France des valeurs de 300 à 1 800, pour une moyenne d'environ 700. REED (1965a) note en Tanzanie un maximum de 3 065 œufs et HARDWICK (1965) obtient un maximum de 4 394. D'autres auteurs obtiennent des valeurs plus faibles : 40 à 53 pour SINGH et SINGH (1975).

La fécondité apparaît donc potentiellement élevée, mais de nombreux facteurs peuvent l'influencer :

- PARSONS et MARSHALL (1939) et HACKETT et GATEHOUSE (1982b) ont observé que les femelles accouplées pondaient un nombre d'œufs plus important que les femelles non accouplées. Seuls MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU (1970) n'ont noté aucun effet de l'accouplement sur le nombre d'œufs pondus ;
- l'absence d'alimentation des papillons, ou l'alimentation avec de l'eau non sucrée, provoque une forte réduction du nombre d'œufs pondus par rapport au niveau d'oviposition obtenu avec de l'eau sucrée (MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU, 1970 ; BRADER-BREUKEL, 1970 ; HACKETT et GATEHOUSE, 1982b). De plus, en exerçant une influence sur la durée de vie des papillons (cf. Longévité des adultes, p. 20), l'alimentation agit également sur la durée de l'oviposition et par conséquent sur le nombre d'œufs pondus ;
- l'alimentation des larves peut influencer sur le nombre d'œufs pondus ultérieurement par les adultes (PRETORIUS, 1976 ; HMIMINA, 1988) ;
- BRADER-BREUKEL (1970) a montré que la présence d'un rameau de plante hôte (cotonnier) permettait d'augmenter le nombre d'œufs pondus, l'utilisation d'une plante non-hôte (teck) provoquant le même phénomène dans des proportions nettement moindres ;
- PERSSON (1974) a pu également mettre en évidence l'effet dépresseur de la lumière de la lune sur l'oviposition.

## Choix du site de ponte

L'oviposition s'effectue préférentiellement sur des plantes hôtes au stade de la floraison et le synchronisme du pic de ponte et du pic de floraison a été relevé par de nombreux auteurs, particulièrement sur des plantes à durée de floraison courte (PARSONS et ULLYET, 1934 ; PARSONS, 1940 ; COAKER, 1959 ; REED, 1965b ; ROOME, 1975 ; WARDHAUGH *et al.*, 1980 ; FIREMPONG et ZALUCKI, 1990b). Des exceptions existent cependant et des infestations peuvent être observées durant la phase végétative ou de maturation des cultures hôtes (PARSONS, 1940 ; NEL, 1961 ; WARDHAUGH *et al.*, 1980 ; ZALUCKI *et al.*, 1986).

Indépendamment du stade phénologique, il existe des différences d'attractivité entre les plantes hôtes. JAYARAJ (1982), FIREMPONG et ZALUCKI (1990a) ainsi que RAMNATH *et al.* (1992) attribuent au cotonnier une attractivité moyenne à faible pour l'oviposition d'*H. armigera*, inférieure par exemple à celle du maïs ou du pois d'Angole. EL-REFAY (1982) note en revanche une attractivité du cotonnier supérieure à celle du maïs.

Particulièrement étudiés dans le cas du cotonnier, plusieurs facteurs interviennent dans le choix du site de ponte dans une parcelle : les œufs sont déposés de préférence sur les plants les plus foncés



(PATEL *et al.*, 1974) et sur les plants les plus hauts et les plus vigoureux (MABBET et NACHAPONG, 1983 ; FIREMPONG et ZALUCKI, 1990b). En revanche, selon FIREMPONG et ZALUCKI (1990b), l'état d'alimentation hydrique de la plante ne semble pas influencer son attractivité. Suivant la plante hôte, l'oviposition s'effectue préférentiellement sur certains organes.

## Longévité des adultes

Etudiée en laboratoire sur des papillons nourris à l'eau sucrée, la longévité se révèle très variable en fonction de la température. HMIMINA (1986) observe ainsi des extrêmes de 35 jours à 15 °C contre 8 jours à 34 °C. L'alimentation exerce une forte influence, puisque MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU (1970) indiquent des longévités moyennes de 7 jours sans alimentation, de 7 à 11 jours en fournissant de l'eau aux papillons et de 13 à 20 jours avec de l'eau sucrée. Selon TOPPER (1987b), des papillons nourris avec de l'eau sucrée ont une longévité 1,8 à 2,7 fois plus importante que celle d'adultes nourris avec de l'eau. L'alimentation des larves peut exercer une influence sur la durée de vie des adultes ; des larves élevées sur des feuilles d'arachide donnent des adultes ayant une longévité plus courte que des larves élevées sur des grains de sorgho. Toutefois, l'alimentation des adultes à l'eau sucrée permet d'annuler ces effets (TOPPER, 1987b). La durée de vie des femelles vierges est plus importante que celle des femelles fécondées (COOMBS, 1997).

SINGH et SINGH (1975) ainsi que MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU (1970) n'ont pas pu mettre en évidence de différence significative de longévité entre les sexes.

## Migration et déplacements

Les nombreux travaux traitant des déplacements des adultes d'*Heliothis* et d'*Helicoverpa* ont fait l'objet de plusieurs synthèses (WIDMER et SCHOFIELD, 1983 ; FARROW et DALY, 1987 ; DRAKE, 1991).

FARROW et DALY (1987) ont distingué plusieurs types de déplacements :

- les mouvements sur de courtes distances, à l'intérieur ou à proximité du couvert végétal, essentiellement motivés par l'alimentation, la ponte ou la recherche d'un abri diurne ;
- les vols sur un à dix kilomètres — entre différents habitats ou entre zones de ponte, d'alimentation ou d'abri — sont orientés et restent limités en altitude à la « couche biologique » (TAYLOR, 1974), où la vitesse de l'insecte reste supérieure à celle du vent ;
- les déplacements sur de longues distances (plusieurs centaines de kilomètres) s'effectuent au-delà de la couche biologique ; ils ne sont pas orientés et se font dans le sens du vent.

Alors que chez les Noctuidae, les mécanismes de diapause et de migration tendent à s'exclure, *H. armigera* fait partie des exceptions capables, à la fois, de diapauser et de migrer (CAYROL *et al.*, 1974). FARROW et DALY (1987) estiment néanmoins qu'*H. armigera* possède une activité migratoire moindre que celles d'*H. zea*, d'*H. punctigera* et d'*H. virescens*. *H. armigera* est un migrant facultatif, ne se déplaçant sur de longues distances que lorsque les ressources alimentaires du milieu deviennent insuffisantes (FITT, 1989). Lorsque le chevauchement des cultures permet une alimentation continue des adultes, l'espèce est sédentaire comme dans certaines régions d'Australie (WARDHAUGH *et al.*, 1980), du Soudan (TOPPER, 1987a) ou d'Afrique du Sud (PARSONS, 1940).

Au laboratoire, les durées de vol des adultes, des deux sexes, sexuellement immatures sont supérieures à celles des individus matures (COLVIN et GATEHOUSE, 1993a). Les migrations sont le fait d'individus sexuellement immatures (VAISHAMPAYAN et VERMA, 1987 ; COOMS *et al.*, 1993). Les performances de vol maximales sont atteintes à la quatrième nuit de la vie adulte, elles décroissent ensuite (HACKETT et GATEHOUSE, 1982b ; COOMBS, 1997).

## ŒUF

Selon REED (1965a), en Tanzanie, l'éclosion des œufs se produit en moins de 3 jours en conditions naturelles ; elle fluctue entre 1 et 5 jours au laboratoire, avec une moyenne de 2,8 jours. POITOUT et BUES (1979) observent, dans les conditions naturelles du sud de la France, des fluctuations entre 7 et 14 jours. HMIMINA (1986), étudiant les relations entre la température et la durée d'incubation, constate que cette dernière prend en moyenne 18,5 jours à 13 °C contre 2,1 jours à 35 °C.



Etudiée en laboratoire, la fertilité des œufs peut fluctuer fortement. En Ouganda, COAKER (1959) observe des extrêmes de 10 à 86 %, avec une moyenne de 71 %. BRADER-BREUKEL (1970) obtient 45 à 51 % au Tchad, tandis que REED (1965b) trouve une valeur moyenne de 66 % en Tanzanie.

En l'absence d'alimentation, les femelles ne pondent pas ou pondent des œufs stériles (MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU, 1970). Le taux de fertilité des œufs n'est pas en relation avec le nombre d'accouplements (MOURIKIS et VASSILAINA-ALEXOPOULOU, 1970). SHARMA et CHAUDHARY (1988) ont montré qu'un accroissement de la température pouvait conduire à une augmentation du taux d'éclosion des œufs : 63 % éclosent à 20 °C, contre 84 % à 35 °C. Pour WU *et al.* (1993), le taux d'éclosion est maximal à 25 °C et inférieur à des températures plus élevées ou plus basses. Aucune influence de l'humidité relative sur la fertilité des œufs n'a été notée par SHARMA et CHAUDHARY (1988) et par WU *et al.* (1993). QAYYUM et ZALUCKI (1987) ont montré qu'un passage des œufs à 44 °C durant quatre heures réduisait leur fertilité de 41 % par rapport à celle de témoins placés à 28 °C, la durée d'incubation étant allongée de 45 %. Le phénomène est plus marqué si l'hygrométrie est faible.

## VIE LARVAIRE

Lors de l'éclosion, la jeune chenille ouvre un passage au travers du chorion ; elle dévore généralement celui-ci en totalité, hormis la partie basale adhérent au support de l'œuf (REED, 1965a). La larve reste immobile juste après l'éclosion et ne devient active que trois à quatre heures plus tard (SINGH et SINGH, 1975). Les larves sont cannibales dès le premier stade (TWINE, 1971) et sont également susceptibles de s'attaquer aux larves d'autres espèces de lépidoptères (DELATTRE, 1973).

REED (1965a) observe la présence de six stades larvaires, suivis d'un stade prénympheal durant lequel l'alimentation cesse et la chenille cherche à s'enterrer. Cet auteur précise également que la mue s'effectue le plus souvent sur la face supérieure des feuilles, ce qui permet d'accélérer le durcissement de la cuticule par l'exposition au soleil. HARDWICK (1965), dans un élevage à 25 °C, note les fréquences suivantes : 30 % des larves ont cinq stades, 69 % six stades et 1 % sept stades. POITOUT et CAYROL (1969) ont mis en évidence l'action de la température, de l'alimentation et du niveau de consanguinité sur le nombre de stades larvaires pour des chenilles en élevage.

Etudiée par plusieurs auteurs en insectarium, la durée du stade larvaire apparaît variable. REED (1965a) obtient une durée moyenne du stade larvaire de 21,1 jours pour des températures fluctuant entre 21 et 27 °C. A une température moyenne de 31,7 °C, SINGH et SINGH (1975) observent une durée de développement de 10,8 jours de moyenne, avec des extrêmes de 8 à 12 jours. COAKER (1959) indique des durées moyennes de 20,0 à 32,1 jours à une température fluctuant entre 19 et 27 °C.

Ces variations sont essentiellement dues aux températures. A une température constante de 25 °C, la durée moyenne du stade larvaire (en élevage sur un milieu artificiel) fluctue peu selon les auteurs : 15,5 jours pour POITOUT et BUES (1979), 17,8 jours pour HMIMINA (1986), 18,5 jours pour TWINE (1978), 19,3 jours pour SHARMA et CHAUDHARY (1988).

Dans une moindre mesure que la température, le substrat alimentaire influe également sur la vitesse de développement des larves. COAKER (1959), PRETORIUS (1976) et HMIMINA (1988), alimentant des larves sur différents organes excisés de plantes hôtes, ont observé des durées de vie larvaires plus ou moins longues suivant le substrat. COAKER (1959) montre également que l'âge de l'organe servant de substrat peut jouer un rôle. La durée de vie larvaire est ainsi de 23,4 jours sur des capsules de cotonnier âgées d'une semaine, contre 31,1 jours sur des capsules de sept semaines.

Pour WU *et al.* (1993), la durée de développement des larves à 25 °C est une fonction linéaire de l'humidité relative (H.R.) : 26 jours pour une H.R. de 23 %, contre 19,4 jours avec une H.R. de 100 %.

## NYMPHOSE

Lorsque le développement larvaire est achevé, la prénymphe se met à la recherche d'un emplacement où effectuer sa nymphose. Selon SINGH et SINGH (1975), cette recherche dure 15 à 20 minutes. La distance parcourue durant la recherche du site de nymphose dépend de l'humidité du sol : moins de 20 cm sur un sol inondé, moins de 2 m sur un sol humide et jusqu'à 10 m sur un sol sec



(HACKETT, 1980). Les sites de nymphose sont préférentiellement choisis vers le sommet des billons (HACKETT, 1980 ; WILSON, 1983). La prénymphe s'enterre dans le sol, à une profondeur moyenne de 4,5 à 5 cm, avec des extrêmes de 1 et de 9 cm (SINGH et SINGH, 1975 ; POITOUT et BUES, 1979 ; HACKETT, 1980 ; WILSON, 1983). MURRAY et ZALUCKI (1994) notent également que les loges nymphales des mâles sont situées plus profondément que celles des femelles. TORRES-VILA *et al.* (1996) ont signalé, en Espagne, sur la tomate, un comportement atypique de certains individus qui se nymphosent à l'intérieur des fruits.

En laboratoire, dans des conditions de température non précisées, REED (1965a) observe des durées de nymphose de 16 à 18 jours. En Ouganda, pour des chrysalides enterrées dans le sol en conditions semi-naturelles, COAKER (1959) obtient des durées moyennes de 19,9 à 27,7 jours. A une température constante de 25 °C, la nymphose dure 15,8 jours pour HMIMINA (1986), 16,3 jours pour POITOUT et BUES (1979), 15,5 jours pour SHARMA et CHAUDHARY (1988), 15,7 jours pour TWINE (1978).

La nymphose des femelles est plus courte d'un jour par rapport à celle des mâles (REED, 1965a ; COLVIN *et al.*, 1994).

COAKER (1959), PRETORIUS (1976) et HMIMINA (1988) n'ont pas observé d'influence marquée de l'alimentation des larves sur la durée de nymphose. Toutefois, REED (1965a) note une corrélation entre le poids des chrysalides et la durée de leur développement, les plus lourdes mettant plus de temps à émerger.

L'émergence des papillons se produit durant la première moitié de la nuit (TOPPER, 1987b ; SINGH et SINGH, 1975 ; RILEY *et al.*, 1992). Pour TOPPER (1987b), les pics d'émergence sont observés dans les deux heures qui suivent le coucher du soleil, le pic d'émergence des femelles se situe une heure avant celui des mâles.

## DIAPAUSES ET ARRÊTS DE DÉVELOPPEMENT

### Variations géographiques de l'incidence de la diapause

Dans les zones tempérées de son aire de répartition, *H. armigera* présente une diapause au stade nymphal. L'insecte est ainsi capable de survivre aux basses températures hivernales, sous la forme de nymphes en diapause dans le sol, au sud de la France (POITOUT et BUES, 1979), au Maroc (HMIMINA, 1986), en Europe centrale (KOMAROVA, 1959), dans le sud-ouest de l'Australie (WILSON *et al.*, 1979) ou en Afrique du Sud (NEL, 1961).

HARDWICK (1965), constatant une absence d'aptitude diapausante chez des populations d'origine tropicale (Fidji, Côte d'Ivoire et Tchad) tandis que les individus issus de zones tempérées (Israël, Nouvelle-Zélande) manifestaient une diapause, a conclu à un accroissement des aptitudes diapausantes des populations avec l'éloignement par rapport à l'équateur. Les travaux de BAGAYOKO (1980) ont permis d'infirmer cette théorie, en mettant en évidence au laboratoire les potentialités diapausantes de populations originaires du Sénégal et de Côte d'Ivoire. HMIMINA *et al.* (1993) ont complété cette étude en montrant qu'il n'existait que de faibles différences d'aptitude diapausante entre des populations d'origines géographiques différentes, sans qu'une corrélation avec la latitude puisse être notée.

Les travaux faisant état de la mise en évidence sur le terrain d'une diapause d'*H. armigera* en zone intertropicale sont cependant peu fréquents. COAKER (1959), en Ouganda, n'observe pas de diapause. En revanche, l'existence d'une diapause a été signalée par REED (1965a) en Tanzanie, HACKETT et GATEHOUSE (1982a) au Soudan et NIBOUCHE (1994) au Burkina Faso.

### Déterminisme des arrêts de développement

BUES *et al.* (1989) ont distingué chez *H. armigera* deux types de diapause selon la nature de l'induction ; une diapause photopériodique est induite par les jours courts, alors qu'une diapause thermique est causée par l'action de températures basses sur les stades préimaginaux (jusqu'à la nymphe de deux jours). Plus récemment, NIBOUCHE (1998) a mis en évidence un mécanisme d'arrêt de développement sous l'effet de températures élevées.



### Diapause photopériodique

KOMAROVA (1959) a mis en évidence une diapause induite par l'exposition des stades larvaires à une photophase courte (inférieure à 12 h). A partir d'une température de 26 à 27 °C, l'induction de cette diapause est inhibée (ROOME, 1979 ; HACKETT et GATEHOUSE, 1982a).

La levée de cette diapause ne s'effectue que si la température est supérieure à un seuil de 16 °C (HMIMINA, 1986), valeurs que BUES *et al.* (1989) situent plutôt entre 18 et 21 °C et que WILSON *et al.* (1979) positionnent entre 16 et 17 °C. La vitesse de la levée de la diapause s'accélère avec la température de réactivation. Ainsi, 155 jours sont nécessaires à 21 °C pour obtenir 100 % de levée de diapause, contre 14 jours à 30 °C (HMIMINA, 1986). Pour une température de réactivation donnée, l'échelonnement des durées de levée de diapause peut être important (WILSON *et al.*, 1979) : à 21 °C, HMIMINA (1986) observe un échelonnement des levées de diapause entre 17 et 155 jours. GIRET (1986) a mis en évidence un contrôle génétique de la durée de la diapause.

HACKETT et GATEHOUSE (1982a) ont signalé un seuil thermique maximal (inférieur à 34 °C) au-delà duquel le développement de certaines chrysalides en diapause photopériodique est interrompu. Ce phénomène a également été observé par NIBOUCHE (1994). En zone tropicale, ce mécanisme permettrait aux nymphes de rester en diapause durant la saison sèche et de ne reprendre leur développement que lors du refroidissement des températures du sol, sous l'effet des premières pluies.

### Diapause thermique

Les mécanismes de la diapause thermique, mis en évidence par NEL (1961), ont été étudiés par HMIMINA (1986) et BUES *et al.* (1989). L'induction se produit durant le stade nymphal, sous l'action de températures inférieures à un seuil compris entre 18 et 21 °C (BUES *et al.*, 1989). Le taux d'entrée en diapause, qui peut atteindre 100 %, est d'autant plus élevé que la température inductrice est basse et que le début de l'induction est précoce. La sensibilité à l'induction est présente jusqu'aux deux premiers jours du stade nymphal (GIRET et COUILLOUD, 1982 ; BUES *et al.*, 1989).

Parmi des nymphes en diapause thermique, BUES *et al.* (1989) ont mis en évidence deux types d'individus. Les uns possèdent un seuil thermique de réactivation d'environ 15 °C et ne présentent qu'un léger retard de développement (10 à 20 jours) par rapport aux nymphes non diapauses. Les autres ont un seuil de réactivation plus élevé (entre 18 et 21 °C) et une durée de réactivation à 18 °C supérieure à 180 jours, leurs caractéristiques sont similaires à celles des nymphes diapauses photopériodiques.

Certains travaux (KUZNETSOVA, 1972 ; WILSON *et al.*, 1979) ont conclu que l'action de températures basses (phase de vernalisation) pouvait accélérer la vitesse de réactivation chez des nymphes en diapause photopériodique. Pour HMIMINA (1986), cet effet accélérateur pourrait être le résultat d'une induction d'une diapause thermique chez les nymphes ayant échappé à l'induction photopériodique. La réactivation des nymphes diapauses thermiques, plus rapide que celle des diapauses photopériodiques, provoquerait l'accélération de la vitesse moyenne de réactivation, sans faire intervenir une phase de vernalisation.

### Arrêt du développement à haute température

NIBOUCHE (à paraître) a mis en évidence en 1994 un mécanisme d'arrêt du développement proche d'une quiescence, induit par une exposition à des températures de plus de 35 °C à partir du 3<sup>e</sup> stade larvaire. Les chrysalides obtenues ont pu résister 60 jours à 37 °C. La reprise du développement des chrysalides en arrêt de développement intervient dès que la température s'abaisse.

## CYCLE ÉVOLUTIF

Dans les parties de son aire de répartition présentant des hivers froids, *H. armigera* est actif durant les mois les plus chauds et reste en diapause en hiver. Cette situation s'observe en Europe (POITOUT et BUÈS, 1979), en Afrique du Nord (HMIMINA, 1986) ou au sud de l'Australie (WILSON *et al.*, 1979 ; WARDHAUGH *et al.*, 1980 ; ROOM, 1983). La reprise d'activité s'effectue au printemps par la levée de la diapause et les migrations d'adultes (ANGLADE, 1969 ; GREGG *et al.*, 1994).

En zone intertropicale, lorsque le régime des pluies permet la présence permanente de plantes hôtes cultivées ou spontanées, l'activité d'*H. armigera* est continue, comme en Ouganda (COAKER, 1959) ou à Madagascar (VIETTE, 1967). Lorsqu'une saison sèche marquée provoque la disparition des cultures pluviales, *H. armigera* entre en diapause (PARSONS, 1939 ; REED, 1965a, b ; HACKETT



et GATEHOUSE, 1982a) ou se reporte sur des plantes hôtes spontanées (PARSONS, 1939) ou sur des cultures irriguées de contre-saison (NYAMBO, 1988a ; NIBOUCHE, 1994). La possibilité d’une recolonisation, en début de saison des pluies, des zones les plus sèches par l’immigration d’adultes depuis les zones plus humides est évoquée par BOWDEN (1973) et par NIBOUCHE (1994).

DURÉE DU CYCLE BIOLOGIQUE

A titre indicatif, le tableau 3 présente les durées des différents stades observées par HMIMINA (1986) à quatre températures, dans un élevage sur un milieu nutritif artificiel. A 26 °C, la durée du développement de l’œuf à l’adulte est en moyenne plus courte de deux jours chez la femelle que chez le mâle (COLVIN *et al.*, 1994).

TWINE (1978), ROOM (1983), HMIMINA (1986) et WU *et al.* (1993) ont modélisé les vitesses de développement d’*H. armigera* en fonction de la température.

Les seuils inférieurs de développement théoriques (calculés par régression) indiqués par TWINE (1978) sont de 10,6 et 11,4 °C, respectivement pour les larves et les chrysalides. HMIMINA (1986) indique des seuils théoriques de 11, 10,5 et 15,1 °C, respectivement pour les œufs, les larves et les chrysalides. FOLEY (1981) a obtenu un seuil de 14,8 °C pour les chrysalides. Les résultats expérimentaux de GIRET et COUILLOUD (1982) supportent la valeur du seuil inférieur de développement des chrysalides indiquée par HMIMINA (1986) et FOLEY (1981) : l’exposition des chrysalides à 15 °C provoque un arrêt du développement. En revanche, WU *et al.* (1993) n’observent pas d’arrêt du développement des chrysalides à 15 °C.

A une température continue de 38 °C, HMIMINA (1986) constate sur une population marocaine une mortalité totale des stades œuf, larvaire et nymphal. Pour cette même température, TWINE (1978) observe une mortalité totale à partir du 5<sup>e</sup> stade larvaire, sur une population australienne. HMIMINA (1986) a également montré qu’aucun accouplement ne se produisait à une température continue de 34 °C.

TABEAU 3

Durées en jours des différents stades, de l’œuf à la préoviposition, et du cycle total, de l’œuf à l’œuf, d’après HMIMINA (1986).

Stade	20 °C	25 °C	30 °C	34 °C
Œuf	5,6	3,2	2,3	2,1
Larve	28,6	17,8	12,1	10,5
Chrysalide	32,6	15,8	10,0	9,4
Préoviposition	4,5	3,0	2,5	3,5
Cycle total	71,3	39,8	26,9	25,5

## ENNEMIS NATURELS

### PARASITOÏDES ET PRÉDATEURS

Plusieurs synthèses d'inventaire de parasitoïdes d'*H. armigera* ont été publiées pour différentes régions du globe (voir notamment ZALUCKI *et al.*, 1986, pour l'Australie ; SHIJUN et YANQUIN, 1989, pour la Chine ; MANJUNATH *et al.*, 1989, pour l'Inde).

Pour l'Afrique, les synthèses les plus récentes sont celles de GREATHEAD et GIRLING (1989) pour l'Afrique de l'Est et australe, et surtout celle de VAN DEN BERG *et al.* (1988) pour l'ensemble de la région afrotropicale. GREATHEAD et GIRLING (1989) ont inventorié 73 genres ou espèces de parasitoïdes, tandis que VAN DEN BERG *et al.* (1988) ont répertorié 83 espèces et 93 références, dont l'identification n'atteint pas le niveau de l'espèce. Les principales familles représentées sont les Tachinidae, Ichneumonidae et Braconidae.

Les travaux relatifs aux prédateurs d'*H. armigera* en région afrotropicale sont peu nombreux. Les synthèses de GREATHEAD et GIRLING (1989) et VAN DEN BERG *et al.* (1988) listent respectivement 14 et 34 genres ou espèces de prédateurs, principalement Anthocoridae, Reduviidae, Chrysopidae, Carabidae et Formicidae.

Quelques expériences d'exclusion des entomophages ont permis d'évaluer leur impact sur les populations d'*H. armigera* (STAM et ELMOSA, 1990 ; VAN DEN BERG et COCK, 1993).

### PATHOGÈNES

#### Virus

Les polyédroses nucléaires sont les maladies à virus les mieux connues et les plus anciennement étudiées, principalement sur les espèces américaines d'*Heliothis* et d'*Helicoverpa*.

SMITH et RIVERS (1956) sont les premiers à mettre en évidence un virus à polyèdres nucléaires et un virus à polyèdres cytoplasmiques sur des chenilles virosées observées par COAKER (1955) en Ouganda. BERGOLD et RIPPER (1957) ont ensuite identifié une polyédrose nucléaire sur des échantillons provenant du Soudan et ont proposé l'appellation de *Borrelina armigera* pour le virus.

La présence d'une polyédrose nucléaire chez *H. armigera* a été observée dans diverses régions du globe : en Inde (PATEL *et al.*, 1968), au Tchad (ATGER, 1969), au Malawi (McKINLEY, 1971), en Côte d'Ivoire (ANGELINI et COUILLOU, 1972), en Australie (TEAKLE, 1973) et en Tanzanie (REED, 1965b ; NYAMBO, 1990). En Tanzanie, NYAMBO (1990) a noté que la polyédrose nucléaire touchait 1 à 23 % des chenilles récoltées au champ, des variations de cette incidence existant selon la plante hôte ou l'année. DHANDAPANI *et al.* (1993) ont mis en évidence la possibilité de transmission du virus de la polyédrose nucléaire des adultes à leur progéniture, par contamination de la surface des œufs.

La première mise en évidence d'une polyédrose cytoplasmique chez *H. armigera* (SMITH et RIVERS, 1956 ; SMITH, 1963) a été faite sur des échantillons originaires d'Ouganda. VANDAMME et ANGELINI (1966), puis RABINDRA et SUBRAMANIAM (1973) ont par la suite également observé une polyédrose cytoplasmique chez *H. armigera*, respectivement en Côte d'Ivoire et en Inde.



VANDAMME et ANGELINI (1966) précisent que cette polyédrose, qui attaque les cellules épithéliales de l'intestin des chenilles, peut provoquer des taux de mortalité très élevés si l'infection se produit sur des larves très jeunes (deux à quatre jours).

Un virus à granuloze a également été observé dans un élevage d'*H. armigera* en Afrique du Sud par WHITLOCK (1974). Une comparaison détaillée des symptômes de la granuloze et de la polyédrose nucléaire a été faite par WHITLOCK (1974).

Un virus proche des picornavirus a également été décrit sur *H. armigera* par RUBINSTEIN (1979). HANZLIK *et al.* (1993) ont décrit en Australie un virus à ARN baptisé « *H. armigera* stunt virus » (HaSV), appartenant à la famille de Tetraviridae, qui s'attaque au tube digestif des chenilles et provoque un arrêt de croissance et la mort des larves en trois à huit jours, suivant le stade larvaire où se produit l'infection. GOODWIN *et al.* (cités par DALL *et al.*, 1993) ont également mis en évidence un entomopoxvirus chez *H. armigera* (HaEPV).

## Bactéries

VANDAMME et ANGELINI (1966) signalent en Côte d'Ivoire la présence de bacilles sporulés sur des cadavres de chenilles, sans toutefois identifier les germes responsables.

ATGER (1970) fait état de l'observation en Centrafrique d'une souche apparentée à *Bacillus cereus* sur des cadavres de chenilles. D'autres souches pathogènes pour *H. armigera* ont également été isolées au Tchad par cet auteur, sans avoir été identifiées.

En Tanzanie, dans les populations d'*H. armigera* à l'état naturel, NYAMBO (1990) signale une mortalité de 4 à 39 % due à des maladies bactériennes. Comme dans le cas du virus de la polyédrose nucléaire, des différences d'incidence existent suivant les hôtes et les années.

## Champignons entomopathogènes

VANDAMME et ANGELINI (1966) ont mis en évidence la présence de *Nomuraea rileyi* (Farlow) Samson sur des chenilles mortes récoltées au champ en Côte d'Ivoire. Le pathogène se développe dans les tissus adipeux du tube digestif. Il est doté d'une forte virulence, la mortalité atteignant 100 % pour des chenilles contaminées expérimentalement à un âge de cinq à sept jours. GOPALAKRISHNAN et NARAYANAN (1988) ont également pu mettre en évidence *N. rileyi* sur *H. armigera* en Inde. NYAMBO (citée par VAN DEN BERG *et al.*, 1988) signale également cette espèce en Tanzanie.

JAYARAMAIAH (cité par JAYARAJ *et al.*, 1989) a observé la présence de *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin et de *B. brongniartii* (Saccardo) Petch sur *H. armigera* en Inde. GOWDA et PRASAD (1992) indiquent des taux d'infection de 6 à 12 % par *B. bassiana* pour des chenilles collectées sur des pois d'Angole en Inde. WILSON (1983) a noté en Australie une mortalité due à *B. bassiana* touchant 15 à 20 % des chrysalides hivernantes.

GOPALAKRISHNAN et NARAYANAN (1988) ont identifié *Metarhizium anisopliae* (Metchinkoff) Sorokin var. *minor* Tulloch, à partir de cadavres de larves collectées en champ de tomate en Inde. URS et GOVINDU (1971), puis GOPALAKRISHNAN et NARAYANAN (1989) ont réalisé en laboratoire l'infection expérimentale d'*H. armigera* par ce champignon. Extrêmement virulent, il provoque une mortalité de 80 à 100 % en deux à dix jours, suivant le stade larvaire infecté. GOPALAKRISHNAN et NARAYANAN précisent que tous les stades de l'insecte, hormis l'œuf, peuvent être touchés. Les adultes mis en contact avec une suspension de conidies ne meurent pas, mais les femelles pondent des œufs stériles.

## Protozoaires et nématodes

La microsporidie *Nosema* sp. (JAYARAJ *et al.*, 1989) a été signalée en Inde sur *H. armigera*. En Chine, *Vairimorpha necatrix* (Kramer) a été isolé par WEN *et al.* (1992) à partir de chenilles infectées.

BHATNAGAR *et al.* (1982) ont observé en Inde sur des larves d'*Heliothis* spp., récoltées au champ, un niveau de parasitisme de 93 % occasionné par le nématode Mermithidae, *Ovomermis albicans*. BHATNAGAR (cité par VAN DEN BERG *et al.*, 1988) signale la présence au Sénégal d'*Hexamermis* sp.



## RELATIONS ENTRE *H. ARMIGERA* ET CERTAINES DE SES PLANTES HÔTES

### CÉRÉALES

#### Maïs

L'oviposition se déroule principalement durant la période de floraison mâle (PARSONS, 1939 ; COAKER, 1959 ; REED, 1965b ; WARDHAUGH *et al.*, 1980). Les sites préférentiels d'oviposition varient suivant les auteurs. APPERT (1971) indique que les œufs sont déposés sur les soies. Pour PARSONS (1939), les soies ne représentent en revanche que 2,4 % des sites d'oviposition, la majorité des sites étant choisis sur la tige, les feuilles et l'inflorescence mâle. Pour COAKER (1959), les soies, la tige et les feuilles sont les sites d'oviposition préférentiels.

Les larves s'alimentent sur les soies, puis gagnent l'épi où elles rongent les grains de l'extrémité. Les attaques restent superficielles, les chenilles ne creusent pas de galerie dans l'épi. Les inflorescences mâles, les glumes et les glumelles peuvent également être attaquées (APPERT, 1971). Des attaques sur tige de type borer peuvent être observées lors d'une infestation survenant avant le début de la floraison (WARDHAUGH *et al.*, 1980).

Les densités maximales observées par WARDHAUGH *et al.* (1980) en Australie sont de 80 000 larves à l'hectare. COAKER (1959) indique en Ouganda un maximum d'infestation de 25 000 larves à l'hectare. Pour NYAMBO (1988a), les maxima sont en Tanzanie de l'ordre de 0,5 à 1 larve par plant. Cet auteur, tout comme REED (1965b), précise que le ravageur n'a aucune incidence économique en Tanzanie. A Ibadan (Nigeria), *H. armigera* ne représente au maximum que 2,3 % des chenilles des épis (WHITNEY, 1970).

#### Sorgho

Le sorgho est attractif pour les adultes d'*H. armigera* durant la période de floraison, entre l'apparition de la panicule et le dessèchement des anthères (PARSONS, 1940 ; WARDHAUGH *et al.*, 1980 ; TOPPER, 1987a). L'attractivité du sorgho est très élevée, supérieure à celle du cotonnier (TOPPER, 1987a).

TEAKLE et BYRNE (1988) ont étudié le comportement alimentaire des larves, et ont montré que les quatre premiers stades s'alimentaient sur les anthères et ne provoquaient aucun dégât. Les larves plus âgées s'alimentent ensuite sur les ovaires. Ces auteurs ont pu estimer à 133 le nombre moyen d'ovaires endommagés par une larve, ce qui correspond à une perte de 1,6 g/ha de rendement par 24 heures. Pour TWINE et KAY (1982), les pertes sont moins élevées, de l'ordre de 1,6 g au total par larve. BALLA (1982) estime que les pertes représentent de 10 à 15 % de la production au Soudan.

Les densités larvaires peuvent être très élevées. KISHORE et JOTWANI (1971) ont observé jusqu'à cinq à huit chenilles par panicule en Inde, et BALLA (1982) plus de 30 au Soudan. En Australie, WARDHAUGH *et al.* (1980) ont pu recenser des populations de 30 000 larves à l'hectare, les densités moyennes étant de 10 000 à 20 000 larves à l'hectare. NYAMBO (1988a) a noté des densités de une ou deux larves par plant en Tanzanie.

L'importance des populations larvaires hébergées est fortement fonction du type de panicule. VALENTINE (1954) a noté que les attaques les plus fortes se produisaient sur les variétés à panicule compacte. DOGGET (1964) a pu montrer que les densités larvaires les plus fortes étaient observées sur des variétés à panicule compacte et pendante, et les plus faibles sur des plantes à panicule dressée et lâche. Selon DOGGET, ces différences sont dues d'une part à un niveau de prédation par les oiseaux insectivores plus élevé sur les panicules dressées et, d'autre part, à la protection fournie par les panicules compactes contre les parasitoïdes et les prédateurs. NYAMBO (1988a) indique ainsi que le remplacement en Tanzanie des variétés traditionnelles par des variétés améliorées à panicule compacte ou semi-compacte s'est accompagné d'une augmentation de l'incidence d'*H. armigera*. Au Burkina

Faso, où sont cultivés des sorgho de type *guinea* à panicule très ouverte, aucune attaque d'*H. armigera* n'est observée sur sorgho (NIBOUCHE, 1994).

## TOMATE

Pour SINGH et SINGH (1975), les œufs sont déposés de préférence sur la face inférieure des jeunes feuilles, mais également sur le calice des fruits, les fleurs et les boutons floraux. SAOUR et CAUSSE (1993) indiquent une répartition préférentielle des œufs sur les folioles de la partie supérieure de la plante, plus particulièrement sur celles situées à proximité des fleurs et des fruits, indifféremment sur la face supérieure ou inférieure.

SINGH et SINGH (1975) montrent que la durée de déambulation de la larve néonate sur le feuillage est courte, la chenille pénétrant rapidement dans un fruit. En revanche, pour POITOUT et BUES (1979), la jeune larve s'alimente sur le feuillage parfois jusqu'au troisième stade. La pénétration dans le fruit se fait généralement près du pédoncule. Le choix du fruit attaqué se fait indépendamment de sa taille.

Plusieurs fruits sont attaqués durant la vie larvaire, généralement sur le même bouquet (POITOUT et BUES, 1979). A la dépréciation du fruit, du fait de la présence d'une galerie, s'ajoutent des pertes de rendement dues aux chutes de fruits et au développement de pourritures. Les dégâts peuvent atteindre 40 à 50 % des fruits au Pakistan, selon SINGH et SINGH (1975). Au Sénégal, COLLINGWOOD et BOURDHOUE (1980) ont observé des dégâts sur plus de 85 % des fruits. Au Maroc, jusqu'à 97 % des fruits de certaines variétés peuvent être touchés (HMIMINA, 1979).

## COTONNIER

### Nature des dégâts

Sur le cotonnier, les œufs sont pondus isolément, en majorité sur la face supérieure des feuilles, préférentiellement sur les jeunes feuilles et dans le tiers supérieur des cotonniers (VAISSAYRE, 1978 ; REED, 1965a ; PATEL *et al.*, 1974). BEEDEN (1974) et MABBET et NACHAPONG (1984) indiquent cependant que cette répartition évolue dans le temps, la part des œufs déposés sur les bractées augmentant avec l'âge de la culture (la majorité des œufs restant cependant localisée dans la partie supérieure des plants).

Les larves attaquent les boutons floraux et les capsules. En cas de forte infestation, lorsque tous les organes floraux et fructifères sont détruits, les chenilles peuvent s'attaquer aux feuilles et aux bourgeons terminaux des plants (REED, 1965b). Selon REED (1965b), une larve du dernier stade peut consommer plus de trois boutons floraux par jour. MABBET *et al.* (1980) ont noté des valeurs plus faibles, avec une moyenne de 12,2 organes floraux ou fructifères détruits durant la vie larvaire. Les deux premiers stades larvaires s'attaquent quasi exclusivement aux boutons floraux et au-delà du 3<sup>e</sup> stade la préférence pour les capsules augmente avec l'âge des chenilles (MABBET *et al.*, 1980 ; WILSON et WAITE, 1982 ; HASSAN et WILSON, 1993). Les attaques sur les capsules augmentent avec l'âge du cotonnier (WILSON et WAITE, 1982 ; HASSAN et WILSON, 1993).

### Niveaux de population observés

Récapitulant les résultats sur près de 40 ans d'observation sur des parcelles non traitées au Tchad, SILVIE (1991) formule les observations suivantes :

- un seul pic d'infestation par an est en général observé ;
- les valeurs des maxima d'infestation sont très variables suivant les années (700 à 28 000 larves à l'hectare) ;
- l'importance relative d'*H. armigera* par rapport aux autres lépidoptères carpophages (principalement *D. watersi*) est également très variable d'une année à l'autre.

REED (1965b) a observé en Tanzanie un maximum de près de 100 000 larves à l'hectare sur une parcelle traitée. Dans le même pays, NYAMBO (1988a) a obtenu des maxima de 0,5 à 1 larve par plant.



COAKER (1959) indique des maxima d'infestation de 12 000 à 30 000 larves à l'hectare en Ouganda. WARDHAUGH *et al.* (1980) ont noté des populations maximales de 10 000 à 20 000 larves à l'hectare en Australie.

## **Incidence de divers facteurs sur l'intensité des infestations**

### **Climatologie**

Dans les zones les plus froides de l'aire de répartition de l'espèce, les chrysalides restent en diapause dans le sol durant l'hiver. Des températures hivernales basses réduisent le taux de survie des chrysalides hivernantes (HMIMINA, 1984), limitant ainsi l'importance de la réinfestation au printemps.

NYAMBO (1988a) et BALLA (1982), respectivement en Tanzanie et au Soudan, ont évoqué l'effet de pluies précoces et abondantes au début de la saison des pluies. Ces pluies permettent l'installation précoce d'hôtes spontanés ou cultivés sur lesquels le ravageur va pouvoir se multiplier avant d'infester le cotonnier.

D'après NYAMBO (1988a), une période sèche pendant la phase de végétation provoque une diminution de l'attractivité de la culture pour les adultes et les larves (réduction de la floraison, chute de jeunes capsules). La conséquence en est une réduction de l'oviposition et des populations larvaires. Ce même auteur ainsi que PARSONS (1940) et MABBET (1983) signalent que les fortes pluies peuvent exercer un effet direct en délogeant les œufs et les jeunes larves des plants. Au Soudan, HAGGIS (1982) et MADDEN *et al.* (1993) ont mis en évidence un accroissement du niveau d'oviposition dans les jours qui suivent une pluie, probablement sous l'effet d'une concentration des populations d'adultes par les orages convectifs tropicaux.

### **Intensification des systèmes de culture**

L'intensification de la culture cotonnière est considérée comme un facteur qui accroît l'incidence d'*H. armigera* (BRADER *et al.*, 1968 ; REED et PAWAR, 1982). NYAMBO (1988a) et PARSONS (1940) observent les dégâts les plus importants sur les parcelles les plus productives.

Pour NYAMBO (1988a), le développement des cultures irriguées de contre-saison, dans les régions présentant une saison sèche, semble accroître l'incidence du ravageur en lui assurant une meilleure survie durant la saison hostile. A l'opposé, pour COAKER (1959), la présence continue d'*H. armigera* toute l'année permettrait le maintien d'un équilibre entre les populations du ravageur et celles de ses ennemis naturels.

### **Cultures hôtes associées**

L'incidence d'*H. armigera* en culture cotonnière est influencée par les cultures qui lui sont associées au sein du système de culture. Pour certains auteurs, la culture précoce de plantes hôtes (maïs, arachide, sorgho) en premier cycle permet une multiplication du ravageur et aggrave les attaques ultérieures sur le cotonnier (REED, 1965b ; BALLA, 1982 ; NYAMBO, 1988a ; TOPPER, 1987a). En revanche, COAKER (1959) n'a observé aucune différence de niveau d'infestation entre des parcelles de cotonnier isolées et d'autres installées à proximité de parcelles de maïs précoce.

Pour PARSONS et ULLYETT (1934), PARSONS (1939), NYAMBO (1988a) et REED (1965b), des cultures telles que le sorgho et le maïs exercent un effet de diversion durant leur floraison, réduisant les pontes sur le cotonnier. En revanche, cet effet de diversion du maïs n'a pas été observé par COAKER (1959). Lorsque la floraison des céréales s'achève, les populations qui s'y sont développées se reportent sur le cotonnier qui subit alors une infestation maximale (MATTHEWS et TUNSTALL, 1968 ; BALLA, 1982 ; NIBOUCHE, 1994). Cet effet ambivalent des transferts de populations entre les cultures (FITT, 1989) est illustré par l'opposition entre les observations de VALENTINE (1954), d'après lesquelles les attaques d'*H. armigera* sur le cotonnier sont plus fortes à proximité des champs de maïs, et celles de RENS (1977) qui sont exactement le contraire.

### **Date de semis**

La date de semis peut influencer fortement sur les niveaux de population observés. Sur une parcelle non traitée en Côte d'Ivoire, VAISSAYRE (1986) a pu observer un cumul de 1 064 larves sur une parcelle semée le 20 juillet, contre une seule larve sur une parcelle semée le 10 juin.





## METHODES DE LUTTE

### LUTTE CHIMIQUE

#### Insecticides utilisés

La lutte chimique contre *H. armigera* a été fondée dans les premiers temps sur l'emploi des organochlorés, essentiellement représentés par le DDT (REED, 1965b ; ANGELINI et VANDAMME, 1965).

Dès leur apparition, les pyréthrinoïdes ont prouvé leur exceptionnelle activité contre les chenilles de la capsule, et notamment contre *H. armigera* (ANGELINI et COUILLOU, 1976a, b ; COLLINGWOOD et BOURDHOUE, 1980 ; CAUQUIL, 1981 ; ANGELINI *et al.*, 1982). L'association des pyréthrinoïdes avec certains organophosphorés a permis d'obtenir un effet de potentialisation autorisant une réduction de la dose d'emploi des pyréthrinoïdes (VAISSAYRE, 1983 ; GOEBEL et JACQUEMARD, 1990 ; MARTIN et JACQUEMARD, 1991).

Les pyréthrinoïdes restent actuellement la famille d'insecticides la plus utilisée contre *H. armigera*. Cependant, compte-tenu notamment de l'apparition de résistances aux pyréthrinoïdes dans de nombreuses régions du monde, d'autres familles d'insecticides sont également employées : les organochlorés (endosulfan uniquement), les carbamates (notamment le thiodicarb utilisé comme ovicide) et les régulateurs de croissance (ASCHER *et al.*, 1991 ; RAO *et al.*, 1992).

#### Résistance aux insecticides

Durant les années 70, des résistances au DDT sont apparues en Australie (WILSON, 1974) et en Asie (AHMAD et McCAFFERY, 1988). Le développement de l'utilisation des pyréthrinoïdes a été rapidement suivi par l'apparition de résistances en Australie (GUNNING *et al.*, 1984) et en Asie (AHMAD et McCAFFERY, 1988 ; McCAFFERY *et al.*, 1991 ; TANG, 1992). Ont également été signalés des cas de résistance d'*H. armigera* à l'endosulfan (GUNNING et EASTON, 1994), à certains carbamates (GUNNING *et al.*, 1992 ; AHMAD, 1994) et aux organophosphorés (GOODYER et GREENUP, 1980). Seul le continent africain semble actuellement ne pas être concerné par l'apparition de populations d'*H. armigera* résistantes aux pyréthrinoïdes (MARTIN *et al.*, 1992 ; ALAUX, 1995 ; ALAUX *et al.*, 1997).

La résistance aux pyréthrinoïdes fait intervenir des mécanismes de réduction de pénétration (GUNNING *et al.*, 1991), de détoxification métabolique (GUNNING *et al.*, 1991 ; AHMAD et McCAFFERY, 1991) et de réduction de la sensibilité nerveuse (GUNNING *et al.*, 1991 ; WEST et McCAFFERY, 1992).

Des stratégies de gestion de la résistance ou de prévention de la résistance, fondées sur l'allègement de la pression de sélection par les pyréthrinoïdes, ont été élaborées en Australie (COX et FORRESTER, 1992), en Israël (HOROWITZ *et al.*, 1993), en Chine (TANG, 1992) et en Côte d'Ivoire (ALAUX, 1994).



## ÉCHANTILLONNAGE ET SEUILS D'INTERVENTION

La mise au point de plans d'échantillonnage séquentiels d'*H. armigera* (associé ou non à d'autres lépidoptères carpophages) a été abordée par INGRAM et GREEN (1972), VAISSAYRE (1974 et 1976) et STERLING (1976).

Des seuils d'intervention ont été proposés, fondés sur le dénombrement des œufs (MATTHEWS et TUNSTALL, 1968), des larves (MABBETT et NACHAPONG, 1980), sur le cumul des œufs et des larves (HAGGIS, 1982 ; STAM *et al.*, 1994) ou sur les dégâts (KABISSA, 1989). Le manque de fiabilité des comptages d'œufs a été souligné par VAN HAMBURG (1981). La prise en compte des populations d'auxiliaires comme correctif dans les décisions de traitement (KING et COLEMAN, 1989 ; KING *et al.*, 1982) nécessite une amélioration des connaissances sur l'impact des entomophages sur les populations d'*H. armigera* (ZALUCKI *et al.*, 1986 ; STERLING, 1989 ; HOPPER et WHITFORD, 1989).

## ENTOMOPHAGES

Diverses tentatives d'introduction d'espèces exotiques ont été réalisées dans le monde, l'objectif étant d'acclimater un ennemi naturel attaquant un stade de la noctuelle peu ou pas exploité par les espèces indigènes. En Australie, différents essais d'introduction d'hyménoptères parasitoïdes ont eu lieu. Trois espèces ont pu être implantées (MICHAEL, 1989) : *Campoplestris chloridae* (Uchida), *Cotesia* (= *Apanteles*) *marginiventris* (Cresson) et *Trichogramma pretiosum* Riley. En Inde, deux espèces ont été introduites avec succès : *Chelonus blackburni* Cameron (Hym. Braconidae) et *Eucelatoria bryani* Sabrosky. NAGARKATTI et SINGH (1989) précisent toutefois que les populations de ces deux parasitoïdes ne se maintiennent qu'à un faible niveau, sans incidence réelle sur le statut d'*H. armigera*. ROMEIS et SHANOWER (1996) notent qu'aucune des espèces de *Trichogrammes* introduites en Inde ne s'est acclimatée. Pour CAMERONE et VALENTINE (1989), l'introduction réussie de *Cotesia kazak* en Nouvelle-Zélande, en 1977, a permis une réduction des niveaux d'infestation d'*H. armigera* dans ce pays.

La préservation des ennemis naturels d'*H. armigera* en aménageant la lutte chimique a été envisagée par la sélection d'insecticides peu nocifs pour les auxiliaires (KUSHWAHA, 1989 ; SITHANANTHAM et NAVARAJAN, 1989 ; PLAPP et BULL, 1989) ou par le choix de techniques d'applications qui évitent la destruction des entomophages, telles que le *side-dressing* (FANG *et al.*, 1989). Les tentatives d'accroissement des populations de parasitoïdes par la mise en place de cultures associées ont fourni des résultats variables, probants pour ABATE (1991) ou DUFFIELD (1994), mais décevants pour BHATNAGAR *et al.* (1982) ou PAWAR *et al.* (1985).

BOURNIER et PEYRELONGUE (1973) ont pu contrôler *H. armigera* à Madagascar en réalisant des lâchers inondatifs réguliers de *Trichogramma brasiliensis* Ashm. Deux millions d'adultes, élevés sur *Anagasta kuehniella* (Zeller), ont été lâchés sur deux hectares de cotonnier en l'espace de deux mois. Ce dispositif a permis de différer le début des traitements insecticides et de supprimer cinq traitements (sur un total de dix à douze). SITHANANTHAM et NAVARAJAN (1989) ont dressé la liste de nombreux travaux qui ont mis en évidence, en Inde, l'efficacité de lâchers de *T. brasiliensis* ou de *T. chilonis*, associés ou non à d'autres parasitoïdes, entomopathogènes et prédateurs. En revanche, TWINE et LLOYD (1982) ont enregistré un échec en tentant de contrôler *H. armigera*, en Australie, par des lâchers de *T. pretiosum*. En Chine et en ex-URSS, les trichogrammes sont ou ont été largement employés en lâchers inondatifs contre *H. armigera* (KING *et al.*, 1989).

## ENTOMOPATHOGÈNES

Depuis le début des années 60, de nombreux essais ont été menés afin de contrôler les populations d'*Heliothis* et d'*Helicoverpa* en utilisant des virus à polyèdres nucléaires (McKINLEY, 1982 ; BELL, 1982 ; ANGELINI et JACQUEMARD, 1984 ; JAYARAJ *et al.*, 1989 ; MONTALDO, 1991). L'efficacité potentielle des virus à polyédrose nucléaire contre *H. armigera*, *H. zea* et *H. virescens* ressort nettement de ces résultats, mais reste toutefois tributaire de nombreux facteurs. Plusieurs auteurs soulignent l'important gain d'efficacité qui peut être obtenu en employant des adjuvants phagostimulants (MONTALDO, 1991 ; JAYARAJ *et al.*, 1989 ; BELL, 1982). La spécificité du baculovirus d'*H. armigera* pose un problème lorsque plusieurs ravageurs doivent être contrôlés, comme c'est souvent



le cas pour le cotonnier. Cette étroitesse de spectre d'action limite l'emploi de ce virus à des cultures où *H. armigera* est le seul ravageur, comme le pois chiche en Inde (JAYARAJ *et al.*, 1989), ou nécessite l'association d'autres méthodes de lutte (ANGELINI et JACQUEMARD, 1984). Pour cette raison, l'emploi de virus à spectre plus large, tels les baculovirus de *Mamestra brassicae* (L.) ou d'*Autographa californica*, se révèle plus prometteur (MONTALDO, 1991 ; CAUQUIL, 1985). L'existence d'une synergie entre le baculovirus de *M. brassicae* et les pyréthrinoïdes a pu être mise en évidence par FERRON *et al.* (1983) et également observée avec l'endosulfan par RABINDRA et JAYARAJ (1990). C'est ce phénomène qui a permis la mise au point de la technique de « lutte conjuguée », qui repose sur l'association d'une faible dose de pyréthrinoïde et du baculovirus de *M. brassicae*. L'efficacité de cette association a pu être vérifiée en milieu semi-contrôlé au Cameroun (MONTALDO, 1991) et en milieu paysan au Togo (SILVIE *et al.*, 1993).

Les tentatives de contrôle d'*H. armigera* au champ par pulvérisation d'insecticides à base de toxines de *B. thuringiensis* var. *kurstaki* (Bt), réalisées en Afrique subsaharienne (MONTALDO, 1991), en Inde (JAYARAJ *et al.*, 1989), en Israël (BROZA, 1986) ou en Australie (ZALUCKI *et al.*, 1986), se sont dans l'ensemble révélées peu probantes. Des résultats favorables ont en revanche été enregistrés sur la tomate par BROZA et SNEH (1994). Les stratégies actuelles s'orientent vers le transfert dans le génome du cotonnier des gènes codant les  $\delta$ -endotoxines de Bt.

## PHÉROMONE SEXUELLE

L'utilisation de la phéromone sexuelle d'*H. armigera* dans la lutte contre le ravageur est limitée au suivi des vols et à l'avertissement. Divers types de pièges sont employés : piège à eau (BOURDOUXHE, 1982 ; ROTHSCCHILD *et al.*, 1982 ; NYAMBO, 1988b), piège entonnoir (PAWAR *et al.*, 1988 ; GREGG et WILSON, 1991), piège à manchon (SINHA et MEHROTRA, 1993 ; KUMARI et REDDY, 1992) et piège cône ou « Texas trap » (LINGREN *et al.*, 1978 ; HARTSTACK *et al.*, 1979). SAGE et GREGG (1985) et SINHA et MEHROTRA (1993) ont mis en évidence une meilleure efficacité du piège cône par rapport au piège entonnoir. En revanche, NYAMBO (1988b) et PAWAR *et al.* (1988) ont fait la constatation inverse. BOURDOUXHE (1982) et NANDIHALLI *et al.* (1991) concluent à l'inefficacité des pièges englués.

ROTHSCCHILD *et al.* (1982), SRIVASTAVA *et al.* (1992) et PRASAD *et al.* (1993) ont observé une bonne corrélation entre les captures d'adultes au piège à phéromone et le niveau des populations au champ. De nombreux travaux ont cependant mis en évidence la variabilité et l'imprécision de la relation entre les captures et les infestations au champ (BOURDOUXHE, 1980 ; KEHAT *et al.*, 1982 ; NEWTON, 1987 ; NYAMBO, 1989 ; NIBOUCHE, 1994). Les facteurs influant sur l'efficacité du piégeage sont notamment la vitesse du vent, la température et l'humidité relative (DENT et PAWAR, 1988 ; CHARI *et al.*, 1985 ; GREGG et WILSON, 1991 ; GREGG *et al.*, 1994). Pour NYAMBO (1989), BOURDOUXHE (1980) et ROTHSCCHILD *et al.* (1982), l'utilisation du piégeage sexuel doit être limitée à la surveillance de l'arrivée des premiers adultes et des risques du début de l'infestation.

## RÉSISTANCE VARIÉTALE

Les cinq principaux caractères morphologiques de résistance aux *Heliothis* et aux *Helicoverpa* connus chez le cotonnier sont les suivants :

- la haute teneur en gossypol (« high-gossypol ») exerce un effet antibiotique sur les larves et réduit les pontes (LUKEFAHR et HOUGHTALING, 1969 ; PAULY et VAISSAYRE, 1980). En revanche, les tannins ne semblent pas avoir d'effet antibiotique (SMITH *et al.*, 1992 ; MCCOLL et NOBLE, 1992) ;
- selon LUKEFAHR *et al.* (1965) et KHALIFA (1979), l'absence de nectaires extrafloraux (« nectariless ») permet de réduire l'oviposition. PAULY et VAISSAYRE (1980) n'ont en revanche observé aucun effet de ce caractère ;
- le caractère glabre est également susceptible de provoquer une réduction des pontes (LUKEFAHR *et al.*, 1965 ; HASSAN *et al.*, 1990 ; RAMNATH *et al.*, 1992). Toutefois, la pilosité apportant une résistance contre les jassides, il est impossible d'utiliser le caractère glabre dans des zones où ces ravageurs posent un problème (PAULY et VAISSAYRE, 1980) ;



- les caractères feuille découpée (« okra leaf ») et bractée atrophiée (« frego bract ») permettent une réduction de l'oviposition (KHALIFA, 1979) ainsi qu'une meilleure efficacité des traitements insecticides (PAULY et VAISSAYRE, 1980).

## TECHNIQUES CULTURALES

Dans les zones où *H. armigera* hiverne en diapause, l'enfouissement des résidus de culture permet la destruction d'une grande partie des chrysalides hivernant dans le sol (WILSON, 1983).

L'effet attractif du maïs en floraison permet d'utiliser cette culture comme plante-piège pour attirer les adultes d'*H. armigera* et les détourner du cotonnier (PARSONS, 1939 ; REED 1965b). L'efficacité de cette technique est cependant contestée par certains auteurs (COAKER, 1959). En Chine, des semis intercalaires de maïs et de colza dans les champs de cotonnier servent de plantes pièges contre *H. armigera* (FANG *et al.*, 1989). L'utilisation de plantes pièges contre *H. armigera* s'est également révélée efficace pour d'autres cultures que le cotonnier (ABATE, 1988 ; KAREL, 1993 ; SRINIVASAN *et al.*, 1994).

Les semis précoces permettent en Côte d'Ivoire de réduire l'incidence d'*H. armigera*. Une telle mesure s'accompagne cependant d'un accroissement des attaques d'autres lépidoptères carpophages (CAUQUIL, 1985). Au Tchad, COUILLOUD (1964) a également recommandé les semis précoces pour lutter contre *H. armigera*.

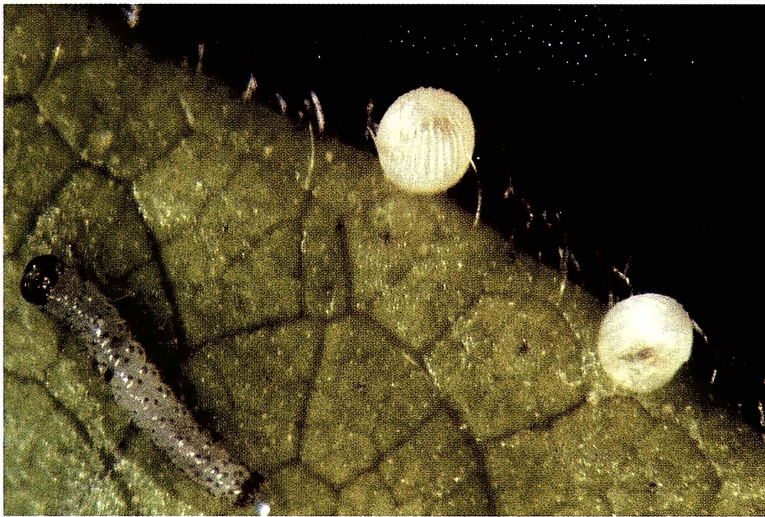
## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mes collègues entomologistes du Cirad-ca pour leurs conseils et leurs suggestions, particulièrement Jean Cauquil qui a été l'initiateur de ce projet et Jean-Paul Bournier qui a assuré la relecture du manuscrit. Mes remerciements vont également à Danielle Frydrych qui a édité le document, ainsi qu'à Henri-Pierre Aberlenc pour ses dessins.

Les photographies sont de Samuel Nibouche, excepté celles numérotées 1, 2, 7 (Jean-Paul Bournier) et 8 (Thierry Erwin).

## PLANCHE I

Photographie 1  
Œuf d'*Helicoverpa armigera*  
âgé de un jour.



Photographie 2  
Larve du premier stade  
et œufs âgés de un jour.



Photographie 3  
Larve sur un bouton floral de cotonnier.



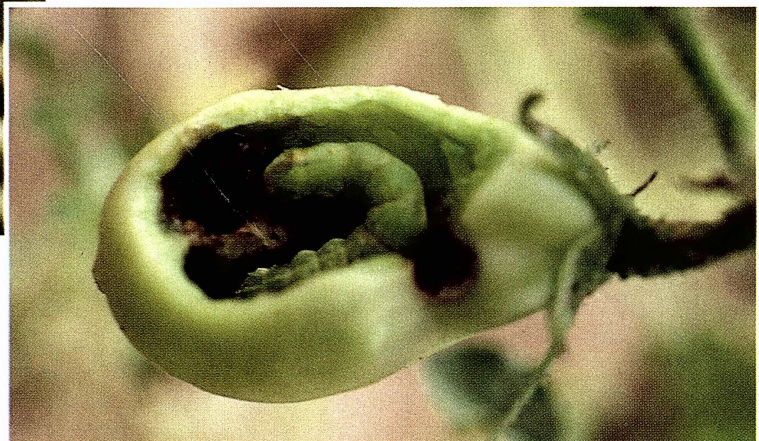
Photographie 4  
Dégâts d'une larve sur un épi de maïs.



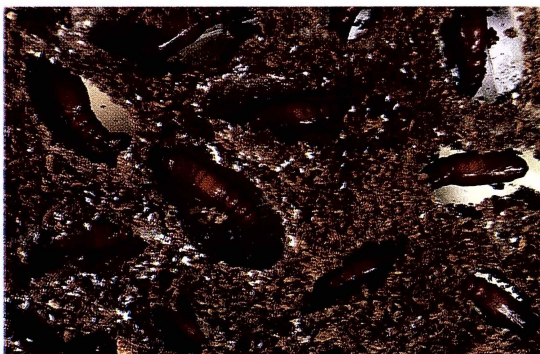
## PLANCHE II



Photographie 5  
Larve sur une panicule  
de sorgho.



Photographie 6  
Dégâts d'une larve dans une tomate.



Photographie 7  
Chrysalides (nympheuse  
dans de la tourbe).



Photographie 8  
Couple d'adultes  
(femelle à droite  
et mâle à gauche).



## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABATE T., 1988. Experiments with trap crops against African bollworm, *Heliothis armigera*, in Ethiopia. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 48, 135-140.
- ABATE T., 1991. Intercropping and weeding : effects on some natural enemies of African bollworm, *Heliothis armigera* (Hübner) (Lep., Noctuidae) in bean fields. *Journal of Applied Entomology*, 112, 38-42.
- AHMAD M., 1994. Analysis of insecticide resistance in *Helicoverpa armigera* in Thailand. *FAO Plant Protection Bulletin*, 42, 63-69.
- AHMAD M., McCAFFERY A. R., 1988. Resistance to insecticides in a Thailand strain of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae). *Journal of Economic Entomology*, 81, 45-48.
- AHMAD M., McCAFFERY A. R., 1991. Elucidation of detoxication mechanisms involved in resistance to insecticides in the third instar larvae of a field-selected strain of *Helicoverpa armigera* with the use of synergists. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 41, 41-52.
- ALAUX T., 1994. Prévention de la résistance aux pyréthrinoïdes chez *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808) (Lepidoptera, Noctuidae) en Côte d'Ivoire. Thèse, Institut national polytechnique de Toulouse, France, 133 p.
- ALAUX T., 1995., Pyrethroid resistance management in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) in Cote d'Ivoire. *Resistant Pest Management*, 7, 11.
- ALAUX T., VASSAL J.M. et VAISSAYRE M., 1997. Suivi de la sensibilité aux pyréthrinoïdes chez *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808) (Lepidoptera, Noctuidae) en Côte-d'Ivoire. *Journal of African Zoology*, 111, 63-70.
- ANGELINI A., VANDAMME P., 1965. Onze années d'expérimentation insecticide en Côte d'Ivoire. *Coton et fibres tropicales*, 20, 531-538.
- ANGELINI A., COUILLOUD R., 1972. Les moyens de lutte biologique contre certains ravageurs du cotonnier et une perspective sur la lutte intégrée en Côte d'Ivoire. *Coton et fibres tropicales*, 27, 283-288.
- ANGELINI A., COUILLOUD R., 1976a. Premiers résultats obtenus en Côte d'Ivoire avec les pyréthrinoïdes dans la lutte contre les ravageurs du cotonnier. *Coton et fibres tropicales*, 31, 323-326.
- ANGELINI A., COUILLOUD R., 1976b. Evolution possible dans le choix des pesticides utilisés en culture cotonnière en Côte d'Ivoire. *Coton et fibres tropicales*, 31, 375-378.
- ANGELINI A., JACQUEMARD P., 1984. Essai de lutte virologique contre les ravageurs de la culture cotonnière en Afrique. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 89, 151-159.
- ANGELINI A., TRIJAU J. P., VAISSAYRE M., 1982. Activité comparée de trois pyréthrinoïdes de « première génération » et d'un certain nombre de pyréthrinoïdes nouveaux contre les chenilles de la capsule du cotonnier. *Coton et fibres tropicales*, 37, 359-364.
- ANGLADE P., 1969. Premières observations de déplacements orientés de noctuelles et de sphingides dans une haute vallée pyrénéenne par recapture d'insectes marqués. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 74, 59-63.



APPERT J., 1971. Les insectes nuisibles au maïs en Afrique et à Madagascar. *L'Agronomie Tropicale*, 4, 476-499.

ASCHER K. R. S., ELIYAHU M., NEMNY N. E., 1991. Inherent toxicity of the acylureas hexaflumuron and chlorfluazuron against larvae of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae). *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*, 98, 391-397.

ATGER P., 1969. Observations sur la polyhédrose nucléaire d'*Heliothis armigera* au Tchad. *Coton et fibres tropicales*, 24, 243-244.

ATGER, P., 1970. Note sur les micro-organismes entomopathogènes des ravageurs du cotonnier utilisés ou découverts par l'IRCT. *Coton et fibres tropicales*, 25, 521-524.

BAGAYOKO B., 1980. *Contribution à l'étude des facteurs d'induction de la diapause de Heliothis armigera Hbn. (Lep. Noct.) et aux potentialités diapauses manifestes chez deux de ses populations africaines*. Diplôme d'agronomie approfondie, Ecole nationale supérieure agronomique, Montpellier, France, 29 p.

BALLA A. N., 1982. Progress in research and development for *Heliothis* management in the Sudan. In Reed W. (éd.) *Proceedings of the International Workshop on Heliothis Management*, ICRISAT, Patancheru, Inde, 363-368.

BANPOT NAPOMPETH, 1989. Distribution and economic importance of *Heliothis* spp. and their natural enemies and host plants in Southeast Asia. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 299-310.

BEEDEN P., 1974. Bollworm oviposition on cotton in Malawi. *Cotton Growing Review*, 51, 52-61.

BELL M. R., 1982. The potential use of microbials in *Heliothis* management. In Reed W. (éd.) *Proceedings of the International Workshop on Heliothis Management*, ICRISAT, Patancheru, Inde, 137-146.

BERGOLD G., RIPPER W. E., 1957. The polyhedral virus of *Heliothis armigera* (Hbn.) (Lepidoptera : Noctuidae). *Nature*, 180, 764.

BHATNAGAR V. S., LATEEF S. S., SITHANANTHAM S., PAWAR C. S., REED W., 1982. Research on *Heliothis* at ICRISAT. In Reed W. (éd.) *Proceedings of the International Workshop on Heliothis Management*, ICRISAT, Patancheru, Inde, 385-396.

BOURDOUXHE L., 1980. Etude de l'évolution des vols d'*Heliothis armigera* au moyen de pièges à phéromone sexuelle de synthèse au Sénégal. *Bulletin Phytosanitaire de la FAO*, 28, 107-109.

BOURDHOUE L., 1982. Comparaison de deux types de pièges pour le piégeage sexuel de *Heliothis armigera* au Sénégal. *Bulletin phytosanitaire de la FAO*, 30, 131- 136.

BOURNIER J. P., PEYRELONGUE J. Y., 1973. Introduction, élevage et lâchers de *Trichogramma brasiliensis* Ashm. (Hym Chalcididae) en vue de lutter contre *Heliothis armigera* Hbn. (Lep. noctuidae) à Madagascar. *Coton et fibres tropicales*, 28, 231-236.

BOWDEN J., 1973. Migration of pests in the tropics. *Medelingen van de faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent*, 38, 785-796.

BRADER L. M., BRADER L., ATGER P., DELALANDE F., 1968. Quatre années d'observations aux pièges lumineux en culture cotonnière au Tchad. *Coton et fibres tropicales*, 23, 169-475.

BRADER-BREUKEL L. M., 1970. Facteurs de reproduction chez *Heliothis armigera* (Hüb.) et *Diparopsis watersi* (Roths.). *Coton et fibres tropicales*, 25, 509-511.

BROZA M., SNEH B., 1994. *Bacillus thuringiensis* ssp. *kurstaki* as an effective control agent of Lepidopteran pests in tomato fields in Israel. *Journal of Economic Entomology*, 87, 923-928.

BUES R., HMIMINA M., POITOUT S., GABARRA R., 1989. Différents états de diapause nymphale et stratégie d'hivernation de *Heliothis armigera* Hüb. (Lep., Noctuidae). *Journal of Applied Entomology*, 107, 376-386.

CAMERONE P. J., VALENTINE E. W., 1989. Importation and establishment of new natural enemies of *Heliothis* spp. in New Zealand. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 397-410.



- CAUQUIL J., 1981. Utilisation de deux pyréthrinoïdes de synthèse (deltaméthrine et cyperméthrine) pour la protection des cultures cotonnières de République Centrafricaine. *Coton et fibres tropicales*, 36, 227-231.
- CAUQUIL J., 1985. La protection des cotonniers contre leurs ravageurs en Afrique francophone au sud du Sahara : principe et évolution des techniques. *Coton et fibres tropicales*, 40, 187-194.
- CAYROL R., POITOUT S., ANGLADE P., 1974. Etude comparée des caractères biologiques respectifs de quelques espèces de *Noctuidae* plurivoltines migrantes et sédentaires. *Annales de Zoologie et d'Ecologie Animales*, 6, 1-10.
- CHARI M. S., PATEL A. R., RAO B. S., BHARPODA T. M., PATEL N. M., 1985. Population studies on tobacco capsule borer *Heliothis armigera* Hübner. *Tobacco Research*, 11, 98-104.
- COAKER T. H., 1955. Cotton research station Namulonge, Uganda. Entomology. *In Progress report from experiment stations. Season 1954-55*. Empire Cotton Growing Corporation, Londres, Royaume-Uni, p. 24-30.
- COAKER T. H., 1959. Investigations on *Heliothis armigera* (Hübner) in Uganda. *Bulletin of Entomological Research*, 50, 487-506.
- COLLINGWOOD E. F., BOURDOUXHE L., 1980. Trials with decamethrin for the control of *Heliothis armigera* on tomatoes in Senegal. *Tropical Pest Management*, 26, 3-7.
- COLLINGWOOD E. F., BOURDOUXHE L., DEFRANCQ M., 1981. *Les principaux ennemis des cultures maraîchères au Sénégal*. CDH, Dakar, 50 p.
- COLVIN J., GATELOUSE A. G., 1993a. The reproduction-flight syndrome and the inheritance of tethered-flight activity in the cotton-bollworm moth, *Heliothis armigera*. *Physiological Entomology*, 18, 16-22.
- COLVIN J., GATEHOUSE A. G., 1993b. Migration and genetic regulation of the pre-reproductive period in the cotton-bollworm moth, *Helicoverpa armigera*. *Heredity*, 70, 407-412.
- COLVIN J., GATEHOUSE A. G., 1993c. Migration and the effect of three environmental factors on the pre-reproductive period of the cotton-bollworm moth *Helicoverpa armigera*. *Physiological Entomology*, 18, 109-113.
- COLVIN J., COOTER R. J., PATEL S., 1994. Laboratory mating behavior and compatibility of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera : Noctuidae) originating from different geographical regions. *Journal of Economic Entomology*, 87, 1 502-1 506.
- COMMON I. F. B., 1953. The Australian species of *Heliothis* (Lepidoptera : Noctuidae) and their pest status. *Australian Journal of Zoology*, 1, 319-344.
- COOMBS M., 1993. Endothermy and flight thresholds for *Helicoverpa punctigera* and *H. armigera* (Lepidoptera : Noctuidae). *Australian Journal of Zoology*, 41, 577-587.
- COOMBS M., 1997. Tethered-flight and age-related reproductive performance of *Helicoverpa punctigera* (Wallengren) and *H. armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Australian Journal of Zoology*, 45, 409-422.
- COOMBS M., DEL SOCORRO A. P., FITT G. P., GREGG P. C., 1993. The reproduction maturity and mating status of *Helicoverpa armigera*, *H. punctigera* and *Mythimna convecta* (Lepidoptera : Noctuidae) collected in tower-mounted light traps in northern New South Wales, Australia. *Bulletin of Entomological Research*, 83, 529- 534.
- COUILLOUD R., 1964. Les chenilles de la capsule du cotonnier dans le bassin du Logone (Tchad). *Coton et fibres tropicales*, 19, 547-564.
- COX P. G., FORRESTER N. W., 1992. Economics of insecticide resistance management in *Heliothis armigera* (Lepidoptera : Noctuidae) in Australia. *Journal of Economic Entomology*, 85, 1 529-1 550.
- DALL D., SRISKANTHA A., VERA A., LAI FOOK J., SYMONDS T., 1993. A gene encoding a highly expressed spindle body protein of *Heliothis armigera* entomopoxvirus *Journal of General Virology*, 74, 1 811-1 818.
- DALY J. C., GREGG P., 1985. Genetic variation in *Heliothis* in Australia : species identification and gene flow in two pest species *H. armigera* (Hübner) and *H. punctigera* Wallengren (Lepidoptera : Noctuidae). *Bulletin of Entomological Research*, 75, 169-184.



- DELATTRE R., 1973. *Parasites et maladies en culture cotonnière*. IRCT, Paris, 146 p.
- DENT D. R., PAWAR C. S., 1988. The influence of moonlight and weather on catch of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) in light and pheromone traps. *Bulletin of Entomological Research*, 78, 365-377.
- DHANDAPANI N., JAYARAJ S., RABINDRA R. J., 1993. Transmission of nuclear polyhedrosis of *Heliothis armigera* (Hbn.) to progeny through adult feeding. *Indian Journal of Experimental Biology*, 31, 721-722.
- DOGGETT H., 1964. A note on the incidence of American bollworm *Heliothis armigera* (Hüb.) (Noctuidae) in sorghum. *East African Agricultural and Forestry Journal*, 29, 248-249.
- DRAKE V. A., 1991. Methods for studying adult movement in *Heliothis*. In Zalucki M. P. (éd.) *Heliothis : research methods and prospects*, Springer-Verlag, New York, 109-121.
- DUFFIELD S., 1994. Trichogramma egg parasitism of *Helicoverpa armigera* on short-duration pigeonpea intercultured with sorghum. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 72, 289-296.
- DUNKELBLUM E., GOTHILF S., KEHAT M., 1980. Identification of the sex pheromone of the cotton bollworm, *Heliothis armigera*, in Israël. *Phytoparasitica*, 8, 209-211.
- FANG C. Y., WEN S. G., HU F. Q., 1989. Protection and utilization of the principal natural enemies to control *Heliothis armigera* in China. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 441-448.
- FARROW R. A., DALY J. C., 1987. Long-range movement as an adaptative strategy in the genus *Heliothis* (Lepidoptera : Noctuidae) : a review of its occurrence and detection in four pest species. *Australian Journal of Zoology*, 35, 1-24.
- FERRON P., BIACHE G., ASPIROT J., 1983. Synergisme entre baculovirus à polyèdres nucléaires de lépidoptères *Noctuidae* et doses réduites de pyrèthrinoïdes photostables. *Compte-rendus de l'Académie des sciences de Paris*, tome 296, série III, 511-514.
- FIREMPONG S., ZALUCKI M. P., 1990a. Host plant selection by *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) from different geographic locations. *Australian Journal of Zoology*, 37, 665-673.
- FIREMPONG S., ZALUCKI M. P., 1990b. Host plant selection by *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) ; role of certain plant attributes. *Australian Journal of Zoology*, 37, 675-683.
- FITT G. P., 1989. The ecology of *Heliothis* species in relation to agroecosystems. *Annual Review of Entomology*, 34, 17-52.
- FOLEY D. H., 1981. Pupal development rate of *Heliothis armiger* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) under constant and alternating temperatures. *Journal of the Australian Entomological Society*, 20, 13-20.
- GIRET M., 1986. Sélection de lignée à taux et durée de diapause différents chez *Heliothis armigera* Hübner (Lep. Noctuidae), souche d'origine tropicale, élevée à 25 °C et 12 heures d'éclairement. *Coton et fibres tropicales*, 41, 103-115.
- GIRET M., COUILLOUD R., 1982. Effet de la température sur le stade nymphal d'*Heliothis armigera* Hübner (Lepidoptera Noctuidae) : technique de conservation par arrêt de développement à 15 °C. *Coton et fibres tropicales*, 37, 271-276.
- GOEBEL R., JACQUEMARD P., 1990. Evaluation du niveau de sensibilité d'*Heliothis armigera* Hbn., déprédateur de la capsule du cotonnier, aux associations cyperméthrine-chlorpyrifos et cyperméthrine-méthylparathion. Etude des interaction possibles entre ces insecticides. *Coton et fibres tropicales*, 45, 137-140.
- GOODYER G. J., GREENUP L. R., 1980. A survey of insecticide resistance in the cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) in New South Wales. *Journal of the Australian Entomological Society*, 12, 37-39.
- GOPALARISHNAN C., NARAYANAN K., 1988. Occurrence of two entomofungal pathogens, *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorokin var. *minor* Tulloch and *Nomuraea rileyi* (Farlow) Samson, on *Heliothis armigera* Hübner (Noctuidae : Lepidoptera). *Current Science*, 57, 867-868.



- GOPALARISHNAN C., NARAYANAN K., 1989. Studies of the susceptibility of *Heliothis armigera* Hübner (Lepidoptera : Noctuidae) to the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorokin var. *anisopliae* Tulloch. *Entomon*, 14, 191-197.
- GOWDA J., PRASAD T. N. R., 1992. Occurrence of *Beauveria bassiana* Bals. Vuil. on the redgram podborer *Heliothis armigera* Hüb. *Journal of Biological Control*, 6, 48-49.
- GREATHEAD D. J., GIRLING D. J., 1989. Distribution and economic importance of *Heliothis* spp. and of their natural enemies and host plants in southern and western Africa. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 329-346.
- GREGG P. C., FITT G. P., COOMBS M., HENDERSON G. S., 1994. Migrating moths collected in tower-mounted light traps in northern New South Wales, Australia : influence of local and synoptic weather. *Bulletin of Entomological Research*, 84, 17-30.
- GREGG P. C., WILSON A. G. L., 1991. Trapping methods for adults. In Zalucki M. P. (éd.) *Heliothis : research methods and prospects*, Springer-Verlag, New York, 30-48.
- GUNNING R. V., EASTON C. S., GREENUP L. R., EDGE V. E., 1984. Pyrethroid resistance in *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) in Australia. *Journal of Economic Entomology*, 77, 1283-1287.
- GUNNING R. V., EASTON C. S., BALFE M. E., FERRIS I. G., 1991. Pyrethroid resistance mechanisms in Australian *Helicoverpa armigera*. *Pesticide Science*, 33, 473-490.
- GUNNING R. V., BALFE M. E., EASTON C. S., 1992. Carbamate resistance in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) in Australia. *Journal of the Australian Entomological Society*, 31, 97-103.
- GUNNING R., EASTON C. S., 1994. Endosulfan resistance in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) in Australia. *Journal of the Australian Entomological Society*, 33, 9-12.
- HACKET, D. S., 1980. *Studies on the biology of Helicoverpa armigera (Hübner) in the Sudan Gezira*. Thèse, Université du pays de Galles, Royaume-Uni, 186 p.
- HACKETT D. S., GATEHOUSE A. G., 1982a. Diapause in *Heliothis armigera* (Hübner) and *H. fletcheri* (Hardwick) (Lepidoptera : Noctuidae) in the Sudan Gezira. *Bulletin of Entomological Research*, 72, 409-422.
- HACKETT D. S., GATEHOUSE A. G., 1982b. Studies on the biology of *Heliothis* spp. in Sudan. In Reed W. (éd.) *Proceedings of the International Workshop on Heliothis Management*, ICRISAT, Patancheru, Inde, 29-38.
- HAGGIS M. J., 1982. Distribution of *Heliothis armigera* eggs on cotton in the Sudan Gezira : spatial and temporal changes and their possible relation to weather. In Reed W. (éd.) *Proceedings of the International Workshop on Heliothis Management*, ICRISAT, Patancheru, Inde, 87-99.
- HANZLIK T. N., DORRIAN S. J., GORDON K. H. J., CHRISTIAN P. D., 1993. A novel small Rna virus isolated from the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. *Journal of General Virology*, 74, 1 805-1 810.
- HARDWICK D. F., 1965. The corn earworm complex. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 40, 1-247.
- HARTSTACK A. W., WITZ J. A., BUCK D. R., 1979. Moth traps for the tobacco budworm. *Journal of Economic Entomology*, 72, 519-522.
- HASSAN S. T. S., WILSON L. T., BLOOD P. R. B., 1990. Oviposition by *Heliothis armigera* and *H. punctigera* (Lepidoptera : Noctuidae) on okra leaf and smooth-leaf cotton. *Environmental Entomology*, 19, 710-716.
- HASSAN T. S., WILSON L. T., 1993. Simulated larval feeding damage patterns of *Heliothis armigera* (Hübner) and *H. punctigera* (Wallengren) (Lepidoptera : Noctuidae) on cotton in Australia. *International Journal of Pest Management*, 39, 239-245.
- HMIMINA M., 1975. Le ver de la tomate (*Heliothis armigera* Hb. Noctuidae, Lepidoptera). *Hommes terre et eaux*, 87-89.



- HMIMINA M., 1979. Cycle et importance économique de *Heliothis armigera* Hb. (noctuidae) sur tomate sur la côte atlantique marocaine. *Al-Awamia*, 57, 1-20.
- HMIMINA M., 1984. Survie des chrysalides de *Heliothis armigera* (Hüb.) (Lep. : Noctuidae) en diapause ou non aux basses températures : stratégie d'hivernation. *Actes de l'Institut agronomique et vétérinaire Hassan II*, 4, 47-51.
- HMIMINA M., 1986. *Stratégie d'occupation des cultures et d'hivernation chez Helicoverpa armigera Hb. (Lepidoptera, Noctuidae) : Essais de modélisation prévisionnelle*. Thèse, Université Aix-Marseille III, 184 p.
- HMIMINA M., 1988. Potentiel biotique de *Heliothis armigera* Hb. (Lep., Noctuidae) : influence du substrat alimentaire et incidence sur l'occupation des cultures. *Journal of Applied Entomology*, 106, 241-251.
- HMIMINA M., POITOUT S., BUES R., 1993. Variabilité des potentialités diapausantes intra et inter populations chez *Heliothis armigera* Hb. (Lep., Noctuidae). *Journal of Applied Entomology*, 116, 273-283.
- HOPPER K. R., WHITFORD F., 1989. Modeling the impact of natural enemies on *Heliothis* spp. (Lep. : Noctuidae) populations. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 69-88.
- HOROWITZ A. R., SELIGMAN I. M., FORER G., BAR D., ISHAAYA I., 1993. Preventive insecticide resistance strategy in *Helicoverpa (Heliothis) armigera* (Lepidoptera : Noctuidae) in Israeli cotton. *Journal of Economic Entomology*, 86, 205-212.
- INGRAM W. R., GREEN S. M., 1972. Sequential sampling for bollworms on raingrown cotton in Botswana. *Cotton Growing Review*, 49, 265-275.
- JAYARAJ S., 1982. Biological and ecological studies of *Heliothis*. In Reed W. (éd.) *Proceedings of the International Workshop on Heliothis Management*, ICRISAT, Patancheru, Inde, 173-188.
- JAYARAJ S., RABINDRA R. J., NARAYANAN K., 1989. Development and use of microbial agents for control of *Heliothis* spp. in India. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 484-503.
- KABISSA J. C. B., 1989. Evaluation of damage threshold for insecticidal control of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) on cotton in eastern Tanzania. *Bulletin of Entomological Research*, 79, 95-98.
- KAREL A. K., 1993. Effects of intercropping with maize on the incidence and damage caused by pod borers of common beans. *Environmental Entomology*, 22, 1 076-1 083.
- KEHAT M., GOTHILF S., DUNKELBLUM E., GREENBERG S., 1980. Field evaluation of female sex pheromone components of the cotton bollworm, *Heliothis armigera*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 27, 188-193.
- KEHAT M., GOTHILF S., DUNKELBLUM E., GREENBERG S., 1982. Sex pheromone traps as a mean of improving control programs for the cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Lepidoptera : Noctuidae). *Environmental Entomology*, 11, 727-729.
- KHALIFA H., 1979. Breeding for bollworm resistance in cotton *Gossypium hirsutum* L. *Coton et fibres tropicales*, 24, 309-314.
- KING E. G., COLEMAN R. J., 1989. Potential for biological control of *Heliothis* species. *Annual Review of Entomology*, 34, 53-75.
- KING E. G., POWELL J. E., SMITH J. W., 1982. Prospects for utilization of parasites and predators for management of *Heliothis* spp. In Reed W. (éd.) *Proceedings of the International Workshop on Heliothis Management*, ICRISAT, Patancheru, Inde, 103-124.
- KING E. G., POWELL J. E., STEINER W. M. M., 1989. Control of *Heliothis* spp. (Lep. : Noctuidae) in the northern hemisphere by propagation and release of predators and parasites, including the use of genetically improved strains. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 415-426.
- KISHORE P., JOTWANI M. G., 1971. *Heliothis* spp. causing serious damage to sorghum. *Entomologists' Newsletter*, 1, 52.



- KNUTSON L., 1989. Systematics of *Heliothis* species and their natural enemies as a basis for biological control research. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 119-160.
- KOMAROVA O. S., 1959. On the conditions determining the diapause of the hibernating pupae in *Chloridea obsoleta* F. (Lepidoptera, Noctuidae). *Entomological Review*, 38, 318-325.
- KOU R., CHOW Y. S., 1987. Calling behavior of the cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Lepidoptera : Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 80, 490-493.
- KUMARI V. L. L., REDDY D. D. R., 1992. Evaluation of pheromone trap designs for trapping *Spodoptera litura* and *Helicoverpa armigera* and their reproductive behaviour. *Indian Journal of Plant Protection*, 20, 18-23.
- KUSHWAHA K. S., 1989. The role of biological control in pest management in India, emphasizing *Heliothis* spp. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 21-30.
- KUZNETSOVA M. S., 1972. The effects of temperature and photoperiodic conditions of the reactivation of diapausing pupae of the cotton bollworm *Chloridea obsoleta* F. (Lepidoptera, Noctuidae). *Entomological Review*, 51, 311-315.
- LE PELLEY R. H., 1959. *Agricultural insects of East Africa*. East Africa High Commission, Nairobi, Kenya, 307 p.
- LINGREN P. D., SPARKS A. N., RAULSTON J. R., WOLF W. W., 1978. Application for nocturnal studies of insects. *ESA Bulletin*, 24, 206-212.
- LUKEFAHR M. J., MARTIN D. F., MEYER J. R., 1965. Plant resistance to five lepidoptera attacking cotton. *Journal of Economic Entomology*, 58, 516-518.
- LUKEFAHR M. J., HOUGHTALING J. E., 1969. Resistance of cotton strains with high gossypol content to *Heliothis* spp. *Journal of Economic Entomology*, 62, 588-591.
- MABBET T., 1983. Pin-point your cotton pests. Part 1 : pest attack timing and pest stage. *World Crops*, May-June 1983, 116-120.
- MABBET T. H., DAREEPAT P., NACHAPONG M., 1980. Behaviour studies on *Heliothis armigera* and their application to scouting techniques for cotton in Thailand. *Tropical Pest Management*, 26, 268-273.
- MABBET T., NACHAPONG M., 1980. A preliminary evaluation of a new scouting technique for the american bollworm on cotton in Thailand. *Thailand Journal of Agricultural Science*, 13, 269-275.
- MABBET T., NACHAPONG M., 1983. Some aspects of oviposition by *Heliothis armigera* pertinent to cotton pest management in Thailand. *Tropical Pest Management*, 29, 159-165.
- MABBET T., NACHAPONG M., 1984. Within-plant distributions of *Heliothis armigera* eggs on cotton in Thailand. *Tropical Pest Management*, 30, 367-371.
- MADDEN A. D., HAGGIS M. J., HOLT J., 1993. *Helicoverpa armigera* oviposition on cotton in the Sudan Gezira associated with rainfall. *Crop Protection*, 12, 51-54.
- MANJUNATH T. M., BHATNAGAR V. S., PAWAR C. S., SITHANANTHAM S., 1989. Economic importance of *Heliothis* spp. in India and an assesment of their natural enemies and host plants. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 197-228.
- MARTIN T., JACQUEMARD P., 1991. Mesure de la sensibilité de *Spodoptera littoralis* (Boisduval) et d'*Heliothis armigera* (Hübner) vis-à-vis du fenvalerate, de cinq organophosphorés et de leur association à différents ratios. *Coton et fibres tropicales*, 46, 5-10.
- MARTIN T., RENOU A., GOPAYE I., 1992. Evolution de la sensibilité de *Diparopsis watersi* (Roths) et d'*Helicoverpa armigera* (Hbn.) vis-à-vis des insecticides chimiques. *Revue scientifique du Tchad*, 2, 97-103.
- MATTHEWS G. A., TUNSTALL J. P., 1968. Scouting for pests and the timing of spray applications. *Cotton Growing Review*, 45, 115-127.



- McCAFFERY A. R., WALKER A. J., TOPPER C. P., 1991. Insecticide resistance in the bollworm, *Helicoverpa armigera* from Indonesia. *Pesticide Science*, 32, 85-90.
- McCOLL A. L., NOBLE R. M., 1992. Evaluation of a rapid mass-screening technique for measuring antibiosis to *Helicoverpa* spp. in cotton cultivars. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 32, 1 127-1 134.
- McKINLEY D. J., 1971. Nuclear polyhedrosis virus of the cotton bollworm in Central Africa. *Cotton Growing Review*, 48, 297-303.
- McKINLEY D. J., 1982. The prospects for the use of nuclear polyhedrosis virus in *Heliothis* management. In Reed W. (éd.) *Proceedings of the International Workshop on Heliothis Management*. ICRISAT, Patancheru, Inde, 123-136.
- MEIERROSE C., ARAUJO J., PERKINS D., MERCADIER G., POITOUT S., BUES R., VARGAS PIQUERAS P., CABELLO T., 1989. Distribution and economic importance of *Heliothis* spp. (Lep. : Noctuidae) and their natural enemies and host plants in Western Europe. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 311-328.
- MICHAEL P. J., 1989. Importation and establishment of new natural enemies of *Heliothis* spp. (Lep. : Noctuidae) in Australia. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 363-374.
- MITTER C., POOLE R. W., MATTHEWS M., 1993. Biosystematics on the Heliothinae (Lepidoptera : Noctuidae). *Annual Review of Entomology*, 38, 207-225.
- MOHYUDDIN A. I., 1989. Distribution and economic importance of *Heliothis* spp. in Pakistan and their natural enemies and host plants. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 229-240.
- MONTALDO T., 1991. La lutte microbiologique en culture cotonnière au Nord-Cameroun : synthèse de l'expérimentation menée de 1979 à 1988. *Coton et fibres tropicales*, 46, 217-229.
- MOURIKIS P. A., VASSILAINA-ALEXOPOULOU P., 1970. The behaviour of adults of *Heliothis armigera* (Hbn.) (Lep., Noctuid.) under laboratory conditions. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 66, 36-41.
- MURRAY D. A. H., ZALUKI M. P., 1994. Spatial distribution and mortality of *Helicoverpa* spp. pupae (Lepidoptera : Noctuidae) under field crops on the Darling Downs, Queensland. *Journal of the Australian Entomological Society*, 33, 193-198.
- NAGARKATTI S., SINGH S. P., 1989. Importation and establishment of new natural enemies of *Heliothis* spp. (Lep. : Noctuidae) into India. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 375-386.
- NANDIHALLI B. S., HUGAR P., PATIL B. V., 1991. Efficacy of three types of pheromone traps in trapping *Heliothis armigera* Hübner. *Madras Agricultural Journal*, 78, 91-92.
- NEL J. J. C., 1961. The seasonal history of *Heliothis armigera* Hüb. on lupins in the southwestern Cape Province. *South African Journal of Agricultural Sciences*, 4, 576-586.
- NESBITT B. F., BEEVOR P. S., HALL D. R., LESTER R., 1979. Female sex pheromone components of the cotton bollworm, *Heliothis armigera*. *Journal of Insect Physiology*, 25, 535-541.
- NESBITT B. F., BEEVOR P. S., HALL D. R., LESTER R., 1980. (Z)-9-Hexadecenal : a minor component of the female sex pheromone of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera, Noctuidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 27, 306-308.
- NEWTON P. J., 1987. The potential of synthetic sex pheromone traps for monitoring outbreaks of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) on citrus. *Citrus and Subtropical Fruit Journal*, 634, 7-10.
- NIBOUCHE S., 1994. Cycle évolutif de *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808) (Lepidoptera, Noctuidae) dans l'ouest du Burkina Faso : biologie, écologie et variabilité géographique des populations. Thèse, Ecole nationale supérieure agronomique de Montpellier, France, 143 p.
- NIBOUCHE S., 1998. High temperature induced diapause in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 87, 271-274.



- NIBOUCHE S., BUES R., TOUBON J.F., POITOUT S., 1998. Allozyme polymorphism in the American cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) : comparison of African and European populations. *Heredity*, 80, 438-445.
- NYAMBO B. T., 1988a. Significance of host-plant phenology in the dynamics and pest incidence of the cotton bollworm, *Heliothis armigera* Hübner (Lepidoptera : Noctuidae), in Western Tanzania. *Crop Protection*, 7, 161-167.
- NYAMBO B. T., 1988b. A comparative assessment of pheromone and light traps as tools for monitoring *Heliothis armigera* in Tanzania. *Tropical Pest Management*, 34, 448-454.
- NYAMBO B. T., 1989. Assessment of pheromone traps for monitoring and early warning of *Heliothis armigera* Hübner (Lepidoptera : Noctuidae) in the western cotton-growing areas of Tanzania. *Crop Protection*, 8, 188-192.
- NYAMBO B. T., 1990. Effect of natural enemies on the cotton bollworm, *Heliothis armigera* Hübner (Lepidoptera : Noctuidae) in Western Tanzania. *Tropical Pest Management*, 36, 50-58.
- NYE I. W. B., 1982. The nomenclature of *Heliothis* and associated taxa (Lepidoptera : Noctuidae) : past and present. In Reed W. (éd.) *Proceedings of the international workshop on Heliothis management*, ICRISAT, Patancheru, Inde, 3-8.
- OUATTARA S., JOLIVET P., VAN PARYS E., 1977. *Seconde liste des insectes et plantes hôtes en Haute-Volta et dans les régions limitrophes*. FAO (document interne), Bobo-Dioulasso, 70 p.
- PARSONS F. S., 1939. Investigations on the cotton bollworm, *Heliothis armigera* Hbn. (*obsoleta*, Fabr.). *Bulletin of Entomological Research*, 30, 321-337.
- PARSONS F. S., 1940. Investigations on the cotton bollworm, *Heliothis armigera*, Hübner. *Bulletin of Entomological Research*, 31, 147-177.
- PARSONS F. S., ULLYETT G. C., 1934. Investigations on the control of the American and red bollworms of cotton in South Africa. *Bulletin of Entomological Research*, 25, 349-381.
- PARSONS F. S., MARSHALL J., 1939. South Africa (Barberton). Investigations on the American bollworm. In *Progress reports from experiment stations. Season 1937-1938*, Empire Cotton Growing Corporation, Londres, Royaume-Uni, 28-35.
- PATEL R. C., SINGH R., PATEL P. B., 1968. Nuclear polyhedrosis of the gram pod borer *Heliothis armigera*. *Journal of Economic Entomology*, 61, 191-193.
- PATEL R. C., PATEL R. M., MADHUKAR B. V. R., PATEL R. B., 1974. Oviposition behaviour of *Heliothis armigera* (Hbn.) in cotton, hybrid-4. *Current Science*, 43, 588-589.
- PATERSON H. E. H., 1991. The recognition of cryptic species among economically important insects. In Zalucki M. P. (éd.) *Heliothis : research methods and prospects*, Springer-Verlag, New York, Etats-Unis, 1-10.
- PAULY G., VAISSAYRE M., 1980. Etat actuel des travaux de sélection sur les caractères de résistance du cotonnier aux chenilles de la capsule en Afrique centrale. *Coton et fibres tropicales*, 25, 209-216.
- PAWAR C. S., BHATNAGAR V. S., JADHAY D. R., 1985. *Heliothis* species and their larval parasitoids on sole and intercrop safflower in India. *Insect Science and its Application*, 6, 701-704.
- PAWAR C. S., SITHANANTHAM S., BHATNAGAR V. S., SRIVASTAVA C. P., REED W., 1988. The development of sex pheromone trapping of *Heliothis armigera* at ICRISAT, India. *Tropical Pest Management*, 34, 39-43.
- PERSSON B., 1974. Dial distribution of oviposition in *Agrotis ipsilon* (Hufn.), *Agrotis munda* (Walk.), and *Heliothis armigera* (Hbn.) (Lep. Noctuidae), in relation to temperature and moonlight. *Entomologica Scandinavica*, 5, 196-208.
- PICCARDI P., CAPIZZI A., CASSANI G., SPINELLI P., ARSURA E., MASSARDO P., 1977. A sex pheromone component of the old world bollworm *Heliothis armigera*. *Journal of Insect Physiology*, 23, 1443-1445.
- PLAPP F. W., BULL D. L., 1989. Modifying chemical control practices to preserve natural enemies. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 537-546.



- POITOUT S., BUES R., 1979. La noctuelle de la tomate (*Heliothis* ou *Helicoverpa armigera* Hbn.). Son cycle évolutif dans le sud de la France. *La Défense des Végétaux*, 195, 12-28.
- POITOUT S., CAYROL R., 1969. Action de différents facteurs sur le nombre de stades larvaires chez la noctuelle de la tomate *Helicoverpa armigera* Hbn. *Annales de la Société entomologique de France*, 5, 407-427.
- POOLE R., 1989. A general synopsis of the systematics of *Heliothis*. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, 161-172.
- PRASAD V. D., RAMBABU L., REDDY G. P. V., 1993. An action threshold for *Helicoverpa armigera* Hb. based on pheromone trap catches in cotton. *Indian Journal of Plant Protection*, 21, 17-18.
- PRETORIUS L. M., 1976. Laboratory studies on the developmental and reproductive performance of *Heliothis armigera* (Hüb.) on various food plants. *Journal of the Entomological Society of South Africa*, 39, 337-343.
- QAYYUM A., ZALUCKY M. P., 1987. Effects of high temperature on survival of eggs of *Heliothis armigera* (Hübner) and *H. punctigera* Wallengren (Lepidoptera, Noctuidae). *Journal of the Australian Entomological Society*, 26, 295-298.
- RABINDRA R. J., SUBRAMANIAN T. R., 1973. A cytoplasmic polyedrosis of gram caterpillar, *Heliothis armigera*. *Madras Agricultural Journal*, 60, 642-643.
- RABINDRA R. J., JAYARAJ S. 1990. Effect of nuclear polyhedrosis virus infection on the insecticide susceptibility of *Heliothis armigera* and *Spodoptera litura* larvae. *Journal of Biological Control*, 4, 31-34.
- RAMNATH S., CHITRA K., UTHAMASAMYS S., 1992. Behavioural response of *Helicoverpa armigera* (Hüb.) to certain host plants. *Journal of Insect Science*, 5, 147-149.
- RAO N. V., RAO K. T., REDDY A. S., 1992. A note on the efficacy of insect growth regulators to manage gram caterpillar, *Helicoverpa armigera* (Hüb.). *Journal of Insect Science*, 5, 169-171.
- RAO N. V., RAO K. T., REDDY A. S., 1991. Weed hosts of gram caterpillar, *Helicoverpa armigera* (Hüb.) in Andhra Pradesh. *Journal of Insect Science*, 4, 174-175.
- REED W., 1965a. *Heliothis armigera* (Hüb.) (Noctuidae) in western Tanganyika. I. Biology, with special reference to the pupal stage. *Bulletin of Entomological Research*, 56, 117-125.
- REED W., 1965b. *Heliothis armigera* (Hüb.) (Noctuidae) in western Tanganyika. II. Ecology and natural and chemical control. *Bulletin of Entomological Research*, 56 : 127-140.
- REED W., PAWAR C. S., 1982. *Heliothis* : a global problem. In Reed W. (éd.) *Proceedings of the international workshop on Heliothis management*, ICRISAT, Patancheru, Inde, p. 9-14.
- RENS G. R., 1977. Interrelations and control of insects, attacking cotton and food crops, with particular reference to *Heliothis armigera*. In de Lima C. P. F. (éd.) *Advances in medical, veterinary and agricultural entomology in eastern Africa. Proceedings of the first east-african conference on entomology and pest control*, East African Literature Bureau, Nairobi, Kenya, p. 80-84.
- RILEY J. R., ARMES N. J., REYNOLSS D. R., SMITH A. D., 1992. Nocturnal observations on the emergence and flight behaviour of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera : Noctuidae) in the post-rainy season in central India. *Bulletin of Entomological Research*, 82, 243-256.
- ROMEIS J., SHANOWER T. G., 1996. Arthropod natural enemies of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) in India. *Biocontrol Science and Technology*, 6, 481-508.
- ROOM P. M., 1983. Calculations of temperature-driven development by *Heliothis* spp. (Lepidoptera : Noctuidae) in the Namoi valley, New South Wales. *Journal of the Australian Entomological Society*, 22, 211-215.
- ROOME R. E., 1975. Activity of adult *Heliothis armigera* (Hüb.) (Lepidoptera, Noctuidae) with reference to the flowering of sorghum and maize in Botswana. *Bulletin of Entomological Research*, 65, 523-530.
- ROOME R. E., 1979. Pupal diapause in *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera, Noctuidae) in Botswana : its regulation by environmental factors. *Bulletin of Entomological Research*, 69, 149-160.



- ROTHSCHILD G. H. L., WILSON A. G. L., MALAFANT K. W., 1982. Preliminary studies on female sex pheromones on *Heliothis* species and their possible use in control programs in Australia. In Reed W. (éd.) *Proceedings of the International workshop on Heliothis management*, ICRISAT, Patancheru, Inde, p. 319-328.
- RUBINSTEIN R., 1979. A non occluded virus of the American bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner). *Phytophylactica*, 11, 179-180.
- SAGE T. L., GREGG P. C., 1985. A comparison of four types of pheromone traps for *Heliothis armigera* (Lepidoptera : Noctuidae). *Journal of the Australian Entomological Society*, 24, 99-100.
- SAINI R. K., MAHLA J. C., 1991. Incidence and survival of *Helicoverpa armigera* (Hübner) larvae on some weeds in Haryana. *Journal of Insect Science*, 4, 178-179.
- SAOUR G., CAUSSE R., 1993. Comportement de ponte d'*Heliothis armigera* Hübner (Lep., Noctuidae) sur tomate. *Journal of Applied Entomology*, 115, 203-209.
- SHARMA S. K., CHAUDHARY J. P., 1988. Effect of different levels of constant temperature and humidity on the development and survival of *Heliothis armigera* (Hübner). *Indian Journal of Entomology*, 50, 76-81.
- SHIJUN M., YANQUIN D., 1989. Distribution and economic importance of *Heliothis armigera* and its natural enemies in China. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Delhi, Inde, p. 185-196.
- SILVIE P., 1991. Dynamiques annuelles des chenilles déprédatrices des organes florifères et fructifères du cotonnier au Tchad. *Coton et fibres tropicales*, 46, 185-199.
- SILVIE P., LE GALL P., SOGNIGBE B., 1993. Evaluation of a virus-insecticide combination for cotton pest control in Togo. *Crop Protection*, 12, 591-596.
- SINGH H., SINGH G., 1975. Biological studies of *Heliothis armigera* (Hübner) in the Punjab. *Indian Journal of Entomology*, 37, 154-164.
- SINHA S. N., MEHROTRA K. N., 1993. Factors influencing pheromone traps catches of *Helicoverpa armigera* Hübner. *Indian Journal of Plant Protection*, 21, 1-6.
- SITHANANTHAM S., NAVARAJAN P. A. V., 1989. Control of *Heliothis* species (Lep. : Noctuidae) by augmentative releases of predators and parasites in India. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Delhi, Inde, p. 427-440.
- SMITH K. M., 1963. The cytoplasmic virus diseases. In Steinhaus E.A. (éd.) *Insect pathology*, Academic Press, Londres, Royaume-Uni, volume 1, p. 457-497.
- SMITH K. M., RIVERS C. F., 1956. Some viruses affecting insects of economic importance. *Parasitology*, 46, 235-246.
- SMITH C. W., McCARTY J. C. J., ALTAMARINO T. P., LEGER K. E., SCHUSTER M. F., PHILLIPS J. R., LOPEZ J. D., 1992. Condensed tannins in cotton and bollworm-budworm (Lepidoptera : Noctuidae) resistance. *Journal of Economic Entomology*, 85, 2 211-2 217.
- SRINIVASAN K., MOORTHY P. N. K., RAVIPROSAD T. N., 1994. African marigold as a trap crop for the management of the fruit borer *Helicoverpa armigera* on tomato. *International Journal of Pest Management*, 40, 56-63.
- SRIVASTAVA C. P., PIMBERT M. P., REED W., 1992. Monitoring of *Helicoverpa* (= *Heliothis*) *armigera* (Hübner) moths with light and pheromone traps in India. *Insect Science and its Application*, 13, 205-210.
- STAM P. A., ELMOSA H., 1990. The role of predators and parasites in controlling populations of *Earias insulana*, *Heliothis armigera* and *Bemisia tabaci* on cotton in the Syrian Arab Republic. *Entomophaga*, 33, 315-327.
- STAM P. A., ABDELRAHMAN A. A., MUNIR B., 1994. Comparisons of control action thresholds for *Heliothis armigera*, *Bemisia tabaci* and *Aphis gossypii* on cotton in the Sudan Gezira and Rahad regions. *Crop Protection*, 13, 503-512.
- STERLING W., 1976. Sequential decision plans for the management of cotton arthropods in south-east Queensland. *Australian Journal of Ecology*, 1, 265-274.



- STERLING W., 1989. Estimating the abundance and impact of predators and parasites on *Heliothis* populations. In King E. G. et Jackson R. D. (éd.) *Proceedings of the workshop on biological control of Heliothis*, Ferro USDA, New Dehli, Inde, p. 37-56.
- TANG Z., 1992. Insecticide resistance and countermeasures for cotton pests in China. *Resistant Pest Management*, 4, 9-12.
- TAYLOR L. R., 1974. Insect migration, flight periodicity and the boundary layer. *Journal of Animal Ecology*, 43, 225-238.
- TEAKLE R. E., 1973. Records of virus diseases in insects in Queensland. *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences*, 30, 191-194.
- TEAKLE R. E., BYRNE V. S., 1988. Food selection by larvae of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) on grain sorghum. *Journal of the Australian Entomological Society*, 27, 293-296.
- TODD E. L., 1978. A checklist of species of *Heliothis* Ochsenheimer (Lepidoptera : Noctuidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 80, 1-14.
- TOGUEBAYE B. S., COUILLOUD R., 1982. Etude descriptive de l'œuf et des stades larvaires d'*Heliothis armigera* (Hübner 1908) (Lepidoptera Noctuidae) en microscopie électronique à balayage. *Coton et fibres tropicales*, 37, 197-209.
- TOPPER C. P., 1987a. The dynamics of adult population of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) within the Sudan Gezira in relation to cropping pattern and pest control in cotton. *Bulletin of Entomological Research*, 77, 525-539.
- TOPPER C. P., 1987b. Nocturnal behaviour of adults of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) in the Sudan Gezira and pest control implications. *Bulletin of Entomological Research*, 77, 541-554.
- TORRES-VILA L.M., RODRIGUEZ-MOLINA M.C., LACASA A., 1996. An unusual behavior of *Helicoverpa armigera* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae): pupation inside tomato fruits. *Journal of Insect Behavior*, 9, 981-984.
- TWINE P. H., 1971. Cannibalistic behaviour of *Heliothis armigera* (Hübner). *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences*, 28, 153-157.
- TWINE P. H., 1978. Effect of temperature on the development of larvae and pupae of the corn earworm, *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae). *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences*, 35, 23-28.
- TWINE P. H., KAY I. R., 1982. A determination of an economic injury level of *Heliothis armigera* (Hübner) in sorghum for southeast Queensland. In Reed W. (éd.) *Proceedings of the international workshop on Heliothis management*, ICRISAT, Patancheru, Inde, p. 189-196.
- TWINE P. H., LLOYD R. J., 1982. Observations on the effect of regular releases of *Trichogramma* spp. in controlling *Heliothis* spp. and other insects in cotton. *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences*, 39, 159-167.
- URS N. V. R. R., GOVINDU H. C., 1971. *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorokin and its host range. *Mycopathologia et Mycologia Applicata*, 44, 317-320.
- VAISHAMPAYAN S. M., VERMA R., 1987. Seasonal change in the reproductive potential of female moths of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) collected on light trap at Jabalpur. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 57, 200-205.
- VAISSAYRE M., 1974. Eléments pour l'application d'un échantillonnage séquentiel des populations larvaires déprédatrices dans le déclenchement des interventions sur seuil. *Coton et fibres tropicales*, 29, 367-370.
- VAISSAYRE M., 1976. Echantillonnage séquentiel pour l'estimation de la densité des populations de chenilles de la capsule avec une précision déterminée. *Coton et fibres tropicales*, 31, 327-331.
- VAISSAYRE M., 1978. *Contribution à l'étude méthodologique de l'échantillonnage des populations d'insectes*. Thèse, Université Paris-Sud, Orsay, France, 61 p.
- VAISSAYRE M., 1983. L'association pyréthrianoïde-organophosphoré pour la protection des cultures cotonnières : choix des proportions les plus efficaces. *Coton et fibres tropicales*, 37, 269-273.



VAISSAYRE M., 1986. *Rapport d'activité 1985, expérimentation phytosanitaire coton*. IDESSA (document interne), Bouaké, Côte d'Ivoire.

VALENTINE E. W., 1954. Tanganyika Territory, Eastern Province. Progress report for the season 1953. *In Progress reports from experiment stations. Season 1952-53. Survey of reports*, The Empire Cotton Growing Corporation, Londres, Royaume-Uni, p. 1-9.

VAN DEN BERG H., COCK M. J. W., 1993. Exclusion cage studies on the impact of predation on *Helicoverpa armigera* in cotton. *Biocontrol Science and Technology*, 3, 491-497.

VAN DEN BERG H., WAAGE J. K., COCK M. J. W., 1988. *Natural enemies of Helicoverpa armigera in Africa. A review*. CAB, IBC, Ascot, 81 p.

VAN HAMBURG H., 1981. The inadequacy of egg count as indicators for threshold levels for control of *Heliothis armigera* on cotton. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 44, 289-295.

VANDAMME P., ANGELINI A., 1966. Complexe pathogène chez *Heliothis armigera* (Hüb.). *Coton et fibres tropicales*, 21, 333-338.

VIETTE P., 1967. *Faune de Madagascar. XX (2) Insectes lépidoptères Noctuidae Amphipyrinae (part.) et Melicleptriinae*. ORSTOM-CNRS, Paris, France.

WARDHAUGH K. G., ROOM P. M., GREENUP L. R., 1980. The incidence of *Heliothis armigera* (Hübner) and *H. punctiger* Wallengren (Lepidoptera : Noctuidae) on cotton and other host-plants in the Namoi Valley of New South Wales. *Bulletin of Entomological Research*, 70, 113-131.

WEN J. Z., LI S. P., SUN C. X., 1992. New record of *Vairimorpha necatrix* (Kramer) from China (Microspora : Burenellidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 17, 116-117.

WEST A. J., McCAFFERY A. R., 1992. Evidence of nerve insensitivity to cypermethrin from Indian strains of *Helicoverpa armigera*. *In Brighton crop protection conference*, British Crop Protection Council, p. 233-238.

WHITLOCK V. H., 1974. Symptomatology of two viruses infecting *Heliothis armigera*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 23, 70-75.

WHITNEY W. K., 1970. Observations on maize insects at the International Institute of Tropical Agriculture (IITA) Ibadan. *Bulletin of the Entomological Society of Nigeria*, 2, 146-155.

WIDMER M.W., SCHOFIELD P., 1983. *Heliothis dispersal and migration*. Tropical Development and Research Institute, Londres, Royaume-Uni, 41 p.

WILSON A. G. L., 1974. Resistance of *Heliothis armigera* to insecticides in the Ord irrigation area, North Western Australia. *Journal of Economic Entomology*, 67, 256-258.

WILSON A. G. L., 1983. Abundance and mortality of overwintering *Heliothis* spp. *Journal of the Australian Entomological Society*, 22, 191-199.

WILSON A. G. L., LEWIS T., CUNNINGHAM R. B., 1979. Overwintering and spring emergence of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) in the Namoi Valley, New South Wales. *Bulletin of Entomological Research*, 69, 97-109.

WILSON L. T., WAITE G. K., 1982. Feeding pattern of Australian *Heliothis* on cotton. *Environmental Entomology*, 11, 297-300.

WU K., CHEN Y., LI M., 1993. Performances of the cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Hübner) at different temperatures and relative humidities. *Journal of Environmental Sciences*, 5, 158-168.

ZALUCKI M. P., DAGLISH G., FIREMPONG S., TWINE P., 1986. The biology and ecology of *Heliothis armigera* (Hübner) and *H. punctigera* Wallengren (Lepidoptera : Noctuidae) in Australia : what do we know ? *Australian Journal of Zoology*, 34, 779-814.

ZALUCKI M. P., MURRAY D. H., GREGG P. C., FITT G., TWINE P. H., JONES C., 1994. Ecology of *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *H. punctigera* (Wallengren) in the Inland of Australia : larval sampling and host plant relationships during winter and spring. *Australian Journal of Zoology*, 42, 329-346.





## Série *Les déprédateurs du cotonnier*

### Note aux auteurs

#### Préparation du manuscrit

Les manuscrits sont imprimés sur feuilles de format A4, en recto seulement. Tout le texte est aligné à gauche, y compris la bibliographie.

Les éléments du manuscrit sont présentés dans l'ordre suivant : une première page avec le titre, les prénoms et les noms des auteurs ainsi que leur adresse ; le résumé de 250 mots au maximum et 5 à 10 mots-clés ; le texte ; la liste des références bibliographiques ; les tableaux avec chacun sa légende ; les légendes des figures et des photographies ; les graphiques et les figures, à raison d'un par page ; les photographies.

#### Présentation

Une seule police est utilisée pour l'ensemble du texte. Les noms latins sont en italique. Les gras servent uniquement pour distinguer les sous-titres. Il n'y a pas d'encadré et les notes de bas de page sont à éviter. Dans le texte, les noms d'auteurs sont en capitales : CAUQUIL *et al.* Cependant pour les noms d'auteurs qui suivent un nom de plante, d'insecte... seule la première lettre est en capitale : *Helicoverpa zea* (Boddie). Chaque sigle ou abréviation est développé lors de la première citation dans le texte.

Chaque tableau ou figure est légendé et numéroté en chiffres arabes dans l'ordre de son apparition dans le texte ; les tableaux et les figures sont tous annoncés dans le texte par leur numéro : tableau 5 ; figure 2. Les tableaux sont structurés au moyen des tabulations (évitez le format tableau et l'utilisation de la touche d'espacement). Des originaux de très bonne qualité doivent être fournis pour les graphiques, les figures et les photographies. Les photographies, de préférence des tirages sur papier brillant, sont numérotées au verso ; elles peuvent porter au recto des informations en lettres d'imprimerie.

Les références bibliographiques dans le texte sont présentées ainsi : BERGER (1996) ; DOMMERGUES, MANGENOT (1970) ; (POUTOULI, 1994 ; CADOU, 1952) et lorsque les auteurs sont au nombre de trois ou plus : ROSSMAN *et al.* (1995). Les références données dans la liste ne concernent que les publications mentionnées dans le texte. Elles sont classées par ordre alphabétique des noms d'auteurs et par ordre chronologique pour un ou pour plusieurs mêmes auteurs. Elles sont présentées de la façon suivante.

#### Ouvrage

DOMMERGUES Y., MANGENOT F., 1970. Ecologie microbienne du sol. Paris, France, Masson, 795 p.

#### Communication à un congrès

BEASLEY C.A., ADAMS J.C., HENNEBERRY T.J., 1987. Pink bollworms: relationships between timing of initial insecticides applications and season-long control. *In* Proceedings of the Beltwide cotton production research conferences, Dallas, Texas, January 4-8, Memphis, Etats-Unis. Nat. Cotton Counc. Am., p. 340.

#### Article de périodique

BERGER M., 1996. Fumure organique : des techniques améliorées pour une agriculture durable. *Agriculture et développement*, 10, 37-46.

#### Thèse

POUTOULI W., 1994. Contribution à l'étude des hétéroptères associés à la rotation culturale maïs-cotonnier-niébé au Togo. Thèse, université Paris VI, France, 178 p.

#### Document interne

CADOU J., 1952. Rapport de la section entomologie, campagne 1951-1952. CIRAD-IRCT, Paris, France, 33 p. (document interne).

#### Dossier informatique

Avec le tirage papier, fournissez le fichier correspondant. Mentionnez le type d'ordinateur et le logiciel, de préférence ordinateur PC avec le logiciel WordPerfect ou Word.





Série

## Les déprédateurs du cotonnier en Afrique tropicale et dans le reste du monde

Chaque fascicule de cette collection présente les connaissances et résultats acquis, tant au laboratoire que sur le terrain, sur tel ou tel ravageur. L'anatomie, la biologie, les relations avec les plantes hôtes, les dégâts et les moyens de lutte chimique ou biologique sont exposés.

Certains sujets sont traités dans le seul contexte de l'Afrique, d'autres englobent des ravageurs d'Amérique latine ou bien sont élargis au monde entier.

Les textes, illustrés de photos en couleur, s'adressent en particulier aux chercheurs, et aussi aux formateurs et aux acteurs du développement. Les monographies de cette série seront regroupées en fin de collection dans un ouvrage collectif.

- |   |  |
|---|--|
| N° 1. — <b>Les <i>Earias</i> du cotonnier</b><br>R. Couilloud<br>1987, 20 p.  | N° 7. — <b>Coléoptères déprédateurs<br/>du cotonnier en Afrique<br/>et à Madagascar</b><br>R. Couilloud<br>1993, 92 p.     |
| N° 2. — <b><i>Cryptophlebia leucotreta</i></b><br>R. Couilloud<br>1988, 31 p.   | N° 8. — <b>Les <i>Miridae</i> du cotonnier<br/>en Afrique et à Madagascar</b><br>J. Cadou<br>1994, 74 p.                   |
| N° 3. — <b>Hétéroptères déprédateurs<br/>du cotonnier en Afrique<br/>et à Madagascar</b><br>R. Couilloud<br>1989, 40 p. | N° 9. — <b><i>Pectinophora gossypiella</i><br/>(Saunders) (Lepidoptera,<br/>Gelechiidae)</b><br>J. Le Gall<br>1995, 110 p. |
| N° 4. — <b><i>Syllepte derogata</i> (Fabricius)</b><br>P. Silvie<br>1990, 20 p.   | N° 10. — <b><i>Diparopsis</i> spp.<br/>(Lepidoptera, Noctuidae,<br/>Agrotinae)</b><br>T. Martin<br>1996, 44 p.             |
| N° 5. — <b><i>Anomis flava</i> (Fabricius)</b><br>J.-P. Deguine<br>1991, 38 p.  | N° 11. — <b><i>Aphis gossypii</i> Glover<br/>(Hemiptera, Aphididae)</b><br>J.-P. Deguine, F. Leclant<br>1997, 114 p.       |
| N° 6. — <b>Les acariens déprédateurs<br/>du cotonnier</b><br>J. Gutierrez<br>1992, 20 p.                                |  |



*Diffusion*

Librairie du Cirad

BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 01 (France)

Téléphone : 04 67 61 44 17 – Télécopieur : 04 67 61 55 47

Mail : [librairie@cirad.fr](mailto:librairie@cirad.fr)

Dépôt légal 1<sup>er</sup> trimestre  
1999

ISSN 1255-2240

ISBN 2-87614-314-3